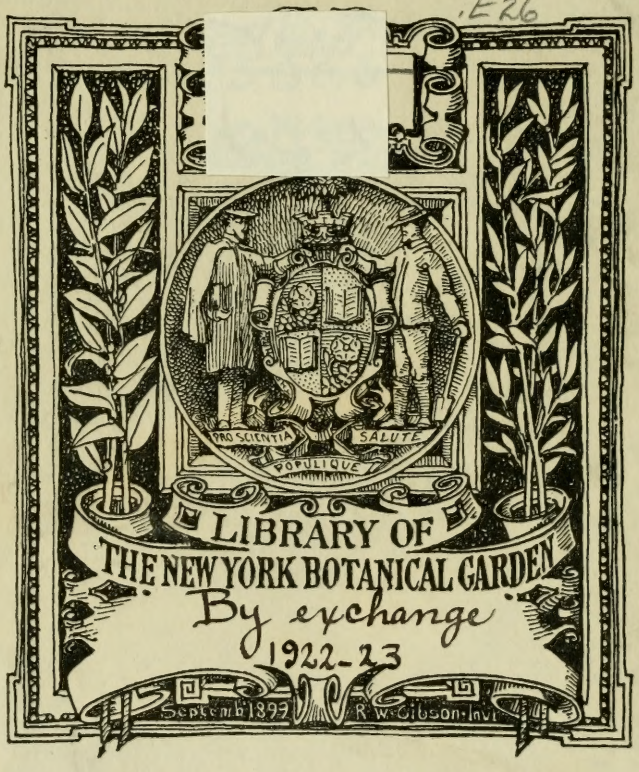
XR
.E26


PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
By exchange
1922-23
Septemb 1899
R W Gibson Invt

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XIX.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

A. Oosthoek ★ Utrecht ★ 1922

Recueil
des
travaux botaniques néerlandais

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XIX.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek * Utrecht * 1922

Y.R.
E26
v. 19-20
1926-28

SOMMAIRE.

V. J. Koningsberger. Tropismus und Wachstum. Mit 18 Textfig. und Tab. I—III 1

C. P. Cohen Stuart. Ein Mikrothermostat zum Studium der Protoplasmaströmung. Mit Tab. IV und V . . . 139

J. C. Schoute. On Whorled Phyllotaxis. I Growth Whorls. With 3 Textfig. 184

Anna Haga. Über den Bau der Leitungsbahnen im Knoten der Monokotylen. Mit Tab. VI bis VIII und 4 Textfiguren 207

G. L. Funke. Researches on the formation of diastase by *Aspergillus niger* van Tieghem. With 14 Textfig. . 219

A. W. van der Haar. Beitrag zur Anatomie der Araliaceae. Die Blätter und Stengel von *Aralia montana* Bl. Mit Tafel IX 277

Th. Valeton. Die Gattung *Coptosapelta* Korth. Mit Tafel X und XI 281

B. H. Danser. Fünf neue *Rumex*-Bastarde. Mit Tafel XII—XVI 293

Annie M. Hartsema. Index alphabétique 309

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XIX. Livraison I.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek ★ Utrecht ★ 1922

A. OOSTHOEK / Editeur / UTRECHT

HUGO DE VRIES
OPERA E PERIODICIS GOLIATA

Sous ce titre un
RECUEIL DES MONOGRAPHIES SCIENTIFIQUES
du grand botaniste vient de paraître.

De Vries a fait tant de recherches sur toutes sortes de terrains que beaucoup de biologistes trouveront sans aucun doute dans cet ouvrage un grand nombre d'études qui les intéresseront.

Il va sans dire toutefois que deux catégories de recherches, où *de Vries* a fait œuvre de pionnier, occupent le premier plan: celles sur le turgor et la plasmolyse, qui ont puissamment contribué au développement de la chimie physique, pour autant que celle-ci, s'occupe de la théorie des solutions, et celles qui se rapportent au problème de l'hérédité.

De Vries a été incontestablement un des premiers qui aient tâché de continuer l'œuvre de Darwin, non pas en dressant des généalogies hypothétiques ou en se jetant dans des spéculations philosophiques mais en faisant des recherches exactement expérimentales au moyen desquelles il comptait pouvoir approfondir les lois de l'hérédité et de la variabilité.

C'est en cela que consiste en tout premier lieu le haut evaleur de tout ce que *de Vries* a produit dans les derniers temps.

Les biologistes et les médecins accueilleront sans doute avec joie la publication d'un recueil de ces études, pour la plupart écrites en langue française, anglaise et allemande et qui, parues en majeure partie dans un grand nombre de revues scientifiques, sont des à présent presque introuvables et souvent inaccesibles.

L'ouvrage est complet en 6 volumes, chacun de ± 580 pages, orné de 19 gravures en couleurs et d'un grand nombre de gravures en noir.

Le prix est pour l'ouvrage complet, relié en toile 50 florins.

Les volumes ne se vendent pas séparément.

L'éditeur

UTRECHT. A. OOSTHOEK.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

TROPISMUS UND WACHSTUM

VON
V. J. KONINGSBERGER

EINLEITUNG.

„Ein ausgebreitetes und eingehendes Studium der ‚Wachstumsempfindlichkeit' und der Wachstumsreaktionen wird für die Analyse des ganzen Gebietes der ‚tropistischen' Reizerscheinungen, für die bessere Kenntnis des Wachstums und schließlich für die Erforschung der tieferen Stoffwechselverhältnisse des Protoplasmas von der größten Bedeutung sein."

Dieser Satz, womit Blaauw (6)[1] seine bekannte Arbeit über „Licht und Wachstum" abschließt, hat mir zu der vorliegenden Arbeit die Anregung gegeben. Blaauw hat seine Untersuchungen mit Hilfe des Horizontalmikroskops ausgeführt, womit er imstande war, genaue Wachstumsmessungen anzustellen. Eine derartige Methode wurde gleichzeitig von Vogt (42) und später auch von anderen Forschern benutzt. Bei den Versuchen Blaauw's (4—6), wurden die äußeren Versuchsbedingungen sehr konstant gehalten, wonach auch die anderen Forscher gestrebt haben. Um aber die Pflanze beobachten zu können, ist Belichtung notwendig. Man hat dafür immer schwaches rotes Licht benutzt, in der Meinung, daß dadurch das Wachstum nicht, oder nur verhältnismäßig wenig beeinflußt würde.

Zuerst hat aber Vogt (42), später auch speziell Frl. Zollikofer (44), gezeigt, daß rotes Licht tatsächlich das Wachstum beeinflußt;

[1] Die zwischen Klammern stehenden Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis.

SEP 24 1922

die Reaktion konnte aber natürlich nur bei rotem Lichte festgestellt werden.

Wenn man mit Blaauw annimmt, daß die phototropischen Erscheinungen in den Lichtwachstumsreaktionen ihre Erklärung finden, so wird man die Frage stellen, ob nicht auch für den Geotropismus eine derartige Erklärung möglich sein würde. In diese Richtung hat Frl. Zollikofer (5) ihre Forschungen gelenkt. Mit der bis jetzt benutzten mikroskopischen Methode stößt man aber auf erhebliche Schwierigkeiten, weil man nicht imstande ist, das Wachstum während der Klinostaten- oder Zentrifugenrotation verfolgen zu können.

Weiterhin hat schon Sachs (32) darauf hingewiesen, daß genaue Messungen mit optischen Apparaten in hohem Maße erschwert werden durch physikalische Ursachen. Die hieraus entstehenden Fehler werden sich desto unliebsamer manifestieren, je weniger die Versuchspflanze eine feste Einheit mit dem Apparate ausmacht.

Es hat sich sogar herausgestellt, daß auch beim Apparate, womit Frl. Zollikofer gearbeitet hat, bei welchem Mikroskop und Pflanze auf demselben Tische aufgestellt sind, derartige störende Faktoren sich geltend machen. Weil ich unregelmäßige Zuwachswerte für ein *Avena*-Koleoptil fand, habe ich an dessen Stelle den Versuch ausgeführt mit einem Objektglas-Mikrometer, das in die Erde eingepflanzt wurde. Das Mikroskop wurde nun auf einen bestimmten Strich des Mikrometers eingestellt und der Stand dieses Striches wurde jede drei Minuten bestimmt. Wo man jetzt einen unveränderlichen Stand erwarten würde, kamen dahingegen folgende Werte zu Gesicht, wenn die Beobachtungen während einer halben Stunde geschahen:

$+ 12; + 8; - 15; \pm 0; + 3; - 10; + 7; + 15; - 12; + 7\,\mu.$

Eine kleine horizontale Verstellung des Mikroskops, welche bei der benutzten Vergrößerung bei der geringsten Nutation nicht zu umgehen ist, ergab Fehler, welche von $+ 52$ bis $- 68\,\mu$ variierten.

Wenn man die größeren oder kleineren, aber nicht eliminierbaren, Beobachtungsfehler noch hinzuzählt, wird es einleuchtend sein, daß diese Erwägungen mich veranlaßt haben zu versuchen, diese Me-

thode durch eine andere zu ersetzen, welche diesen Schwierigkeiten entgeht. Selbstverständlich wurde nach einer selbstregistrierenden Methode gesucht.

In der Literatur findet man nur zwei Apparate beschrieben, welche für derartige Beobachtungen konstruiert sind.

Der eine ist derjenige von Bose und Das (7); sie übertrugen das Wachstum mit Hilfe eines komplizierten Hebelsystems auf eine geschwärzte Platte mit 1000- bis 10000-facher Vergrößerung. Dieser „Kreskograph" kann nur während sehr kurzer Zeit das Wachstum registrieren.

Die Autoren meinen, daß dieser Umstand kompensiert wird durch die starke Vergrößerung; sie vergessen aber, daß die Beobachtungszeit von sehr großer Bedeutung ist, weil die Änderungen im Wachstum, z. B. infolge Lichtzufuhr, längere Zeit anhalten. Auch würde dieser Apparat auf dem Klinostaten seine Dienste nicht leisten können. Es ist überhaupt wahrscheinlich, daß ein solches labiles System auf jeden Anspruch auf Genauigkeit verzichten muß.

Der zweite Apparat ist der von Lundegårdh (24). Jede Stunde wird automatisch auf einem sensibilisierten Filme mit gelbem Lichte eine photographische Aufnahme der Pflanze gemacht. Späterhin wird auf dem entwickelten Filme das Wachstum mikroskopisch gemessen. Auch hier wird — und sogar gelbes! — Licht benutzt, weil überdies die stündlichen Aufnahmen uns nicht in den Stand setzen, den Wachstumsverlauf genau zu verfolgen.

Ich habe deshalb eine neue Methode ausgearbeitet, welche im Kapitel I beschrieben wird. Das Prinzip meines Apparates ist schon von Bovie (8) für die Konstruktion eines Präzisionsauxanometers benutzt, aber auf andere Weise zur Anwendung gebracht worden.

Vielleicht ist auch diese Methode mit einem Fehler behaftet; die Pflanze ist ja in Berührung mit einer feinen elektrischen Kontaktvorrichtung. Aber wenn überhaupt dieser Fehler besteht, so ist er doch wenigstens während des ganzen Versuches konstant.

Es ist auch die Möglichkeit in Betracht gezogen, ob eine genaue Registrierung ohne irgend eine mechanische Berührung möglich

sei. Tatsächlich würde man mit einem Lampenverstärker die Änderung der dielektrischen Konstante messen können, wenn man die Pflanze zwischen zwei Kondensatorplatten wachsen ließ. Die Längenzunahme der Pflanze würde ja diese Konstante beträchtlich ändern. Das Objekt würde sich dann in einem elektro-magnetischen Feld von hoher Frequenz aufhalten, wodurch vielleicht jedoch auch das Wachstum beeinflußt würde. Die hohen Kosten einer derartigen Versuchsanordnung ließen mich darauf verzichten.

Mit dem unten beschriebenen Apparat, womit diese Untersuchungen angestellt sind, kann man in verschiedensten Richtungen und mit vielartigem Material experimentieren. In dieser Arbeit habe ich mich beschränkt auf ein bestimmtes Objekt, auf *Avena*, und habe vorläufig nur experimentiert in derjenigen Richtung, in der bis jetzt technische Schwierigkeiten ferneren Fortschritten im Wege standen.

Kapitel I.

APPARAT UND MATERIAL.

§ 1. Allgemeines über den Apparat.

Der Apparat, womit diese Arbeit ausgeführt ist, ist schon früher von mir beschrieben worden (22). Ich lasse die Beschreibung noch einmal und jetzt vollständiger folgen, mit den Kontrollversuchen, welche zur Prüfung der Methode angestellt wurden.

Das Prinzip des Apparates besteht in der Tatsache, daß die wachsende Pflanze mittels einer sehr feinen Kontaktvorrichtung einen schwachen elektrischen Strom schließt. Die Kontaktvorrichtung ist auf einer Mikrometerschraube angebracht worden, welche eine Ganghöhe von 0,5 mm hat. Am unteren Ende der Schraube ist ein Sperrad fixiert worden mit 100 Zähnen. Der schwache, von der Pflanze geschlossene Strom fließt durch ein äußerst empfindliches Relais, wodurch ein stärkerer Strom geschlossen wird. Dieser Strom aktiviert einen Elektromagneten; wenn letzterer seinen Anker anzieht, wird das Sperrad ein, zwei oder mehr Zähne weitergedreht. Die Schraube macht also eine $^1/_{100}$, $^1/_{50}$ usw. Umdrehung; die Kontaktvorrichtung rückt entsprechend 5, 10 oder mehr μ empor. Die Pflanze hat jetzt wieder diesen Abstand zu wachsen, bevor aufs Neue der schwache Strom geschlossen wird. Während dieser Zeit wird ein Wägelchen mit gläserner Feder durch eine elektrische Uhr aufgezogen, mit einer Geschwindigkeit von 1 mm pro Sekunde, längst einer stillstehenden Trommel. Die Feder schreibt also eine gerade Linie. Wenn aber die Pflanze den Kontakt herstellt, eilt die Feder zurück nach dem Ausgangspunkt. Zugleich wird die Trommel um 1,5 mm gedreht und das Wägelchen wird aufs Neue

aufgezogen mit derselben Geschwindigkeit. So wird man eine Reihe gerader Linien erhalten und die Länge jeder Linie in mm gibt an, wieviel Sekunden die Pflanze für ein Wachstum von 5, 10 oder mehr μ brauchte. Wenn man nun die Gipfel dieser Linien verbindet, so erhält man sofort eine graphische Darstellung des Wachstums. Im Gegensatze zu anderen Methoden registriert dieser Apparat also, wie lange Zeit für ein bestimmtes Wachstum nötig ist — und nicht, wie viel die Pflanze in einer bestimmten Zeit weitergewachsen ist.

Bevor dieser Entwurf ausgeführt wurde, hatte ich mich davon zu überzeugen, daß der Kontakt an sich das Wachstum nicht beeinflußte. Dann wurde folgende Versuchsanordnung hergestellt. Am Tubus eines Zeiß-Mikroskops wurde ein Seitenstück angebracht und an dessen Ende eine vorläufige Kontaktvorrichtung. Die letztere wurde in den Stromkreis eines Akkumulators eingeschaltet, in welchen auch ein großer Widerstand und ein Nadelgalvanometer aufgenommen waren. Unter der Kontaktvorrichtung war die Pflanze auf einem Messingtische aufgestellt. Die Pflanze wurde gerade unter den Kontakt gestellt und dann wurde der Kontakt mittels Zahn und Trieb vorsichtig heruntergedreht, bis der Strom geschlossen war. Mittels der Mikrometerschraube des Mikroskops wurde der Kontakt 10 μ emporgedreht. Jedesmal wurde dann mit einer Arretieruhr die Zeit aufgenommen, welche verstrich zwischen dem Empordrehen des Kontaktes und dem Ausschlagen des Galvanometers, d. h. die Zeit, welche die Pflanze für 10 μ Wachstum brauchte. Die Pflanze wurde abwechselnd unter den Kontakt und in den Apparat, womit Frl. Zollikofer (44) arbeitete, gestellt. Im letzteren wurde mittels eines Horizontalmikroskops das Wachstum jede drei Minuten bestimmt (1 Okularstrich = $6^2/_3$ μ).

Mit Absicht habe ich diese Versuche bei Dauerbelichtung von oben unternommen, weil ich dann nicht vorher vermuten konnte, welche Werte ich finden „mußte". Das Wachstum schwankte demgemäß stark, wenn aber die Versuche zugunsten des Kontaktes verliefen, mußten unregelmäßige Schwankungen wenigstens unterbleiben.

Zwei Protokolle der 38 gemachten Versuche gebe ich hier wieder:

Tabelle 1.

Bei a wächst die Pflanze unter der Kontaktvorrichtung, dann wird (b) das Wachstum mittels des Mikroskops gemessen.

a. Zeit in Sekunden, welche die Pflanze für 10 μ Wachstum braucht.

40, 40, 40, 40, 55, 50, 60, 70, 65, 70, 70, 75, 75.

b. Längenzunahme pro 3 Minuten in μ:

$26^2/_3$, 20, $13^1/_3$, $13^1/_3$, $13^1/_3$.

Umgerechnetes Wachstum pro Minute; bei * der Umwechsel von a nach b.

15, 15, 14, 11, $10^1/_2$ 9, 9, 9, 9, $8^1/_2$, $8^1/_2$, $8^1/_2$, $8^1/_2$*, $8^1/_2$, $8^1/_2$, $8^1/_2$, $6^2/_3$, $6^2/_3$, $6^2/_3$, $4^1/_3$, $4^1/_3$, $4^1/_3$, $4^1/_3$, $4^1/_3$, $4^1/_3$, $4^1/_3$ usw.

Tabelle 2.

Bei a wird das Wachstum mittels des Mikroskops gemessen, dann (b) kommt die Pflanze unter die Kontaktvorrichtung.

a Längenzunahme pro 3 Minuten in μ.

$26^2/_3$, $26^2/_3$, $33^1/_3$, $26^2/_3$, $26^2/_3$, 20.

b. Zeit in Sekunden, welche die Pflanze für 10 μ Wachstum braucht:

90, 110, 125, 125, 140, 145, 150, 130, 70, 75, 75, 65, 60, 60, 60, 60.

Umgerechnetes Wachstum in μ pro Minute; bei * der Umwechsel von a nach b.

9, 9, 9, 9, 9, 9, 11, 11, 11, 9, 9, 9, 9, 9, 9, $6^2/_3$, $6^2/_3$, $6^2/_3$*, $6^2/_3$, $6^2/_3$, $6^1/_3$, $5^1/_4$, 5, $5^1/_4$, $4^3/_4$, $4^1/_4$, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, $4^1/_2$, $4^1/_2$, $7^1/_4$, 8, 8, $9^1/_2$, $9^1/_2$, 10, 10, 10.

Bei anderen Versuchen wurde die mikroskopische Messung fortgelassen und nur der Kontakt abwechselnd 20, 10, 5 usw. μ empor-

gedreht. Diese Versuche dienten insbesondere dazu, die Zuverlässigkeit des Kontaktes selbst zu prüfen.

Tabelle 3.

Bestimmung der Zeit, welche die Pflanze für eine verschiedene Zahl μ braucht.

Anzahl μ	Zeit		Anzahl μ	Zeit		Anzahl μ	Zeit		Anzahl μ	Zeit	
10 μ	35	Sek.	10 μ	25	Sek.	5 μ	$22^1/_2$	Sek.	10 μ	45	Sek.
—	35	—	—	25	—	—	23	—	—	45	—
—	25	—	30 μ	75	—	—	23	—	5 μ	23	—
—	25	—	10 μ	25	—	2 μ	8	—	—	23	—
20 μ	50	—	—	25	—	—	9	—			
—	50	—	50 μ	165	—*	—	8	—			
10 μ	25	—	10 μ	35	—	—	9	—			
5 μ	12,5	—	—	35	—	—	10	—			
—	12,5	—	—	35	—	10 μ	50	—			
10 μ	25	—	—	40	—	—	55	—			
20 μ	50	—	—	45	—	20 μ	115	—			
5 μ	$12^1/_2$	—	—	45	—	10 μ	55	—			
5 μ	$12^1/_2$	—	—	45	—	5 μ	20	—			
10 μ	25	—	20 μ	90	—	—	25	—			
30 μ	75	—	5 μ	23	—	10 μ	20	—			

Man sieht, daß das Wachstum bei * eine Verzögerung erfährt; infolge der großen Strecke (50 μ) tritt der Übergang nicht in die Erscheinung.

Die primitive Aufstellung in Betracht gezogen, waren diese Resultate derartig, daß sofort mit der Konstruktion des Apparates angefangen wurde. In dieser Zeit ist meine Aufmerksamkeit gefallen auf eine Arbeit von Bovie (8), welcher schon dieselbe Idee für ein Auxanometer benutzt hat. Seine Methode aber hat verschiedene Nachteile. Erstens muß die Verbindung der Pflanze mittels eines „Invar"-Drahtes schädlich für die Pflanze sein und ferner ist diese Verbindung keinesfalls eine feste. Der Hauptfehler aber liegt darin, daß die Pflanze selbst direkt den Strom schließt, welcher die Empordrehung des Kontaktes auslöst Dieser Strom,

welcher einen Elektromagneten aktiviert, muß eine ziemlich hohe Spannung haben und infolgedessen wird bei der Stromöffnung eine so kräftige Selbstinduktion stattfinden, daß Funken am Kontakt auftreten werden. Dadurch brennen die Kontaktmetalle ab und werden die Kontaktstellen veränderlich. Bovie's Auxanometer registriert auf einer Trommel, welche eine Umdrehungsgeschwindigkeit hat von nur 1 mm pro Minute. Nach jedem Kontakte macht eine Feder einen Querstrich und der Abstand zwischen zwei solchen Signalen gibt die für ein bestimmtes Wachstum benutzte Zeit an. Abgesehen von dem langweiligen Nachrechnen und Messen dieser Abstände, wird auch die langsame Bewegung der Trommel leicht Schätzungsfehler geben. Bovie hat mit seinem Apparat ein genaues Demonstrations-Auxanometer beabsichtigt und hat es für diesen Zweck einige Jahre später vereinfacht (9), wodurch es an Genauigkeit einbüßte.

Mein Hauptziel war das Erlangen einer großen Präzision und dafür mußten viele Schwierigkeiten beseitigt werden. Der ganze Apparat mit allem Zubehör ist angefertigt worden von dem Institutsmechaniker Herrn P. A. de Bouter, welcher immer mit großem Interesse seine schwere Arbeit ausgeführt und viele technische Aufgaben gelöst hat. Es ist mir besonders angenehm, ihm an dieser Stelle meinen besten Dank für alle seine Mühe und Arbeit auszusprechen.

§ 2. Das Auxanometer.

Das Auxanometer ist angebracht an einer 18 cm langen Hauptachse **1**, (siehe Fig. 1) welche auf einem Klinostatentische **2** fixiert worden ist. Um eine Rotation der Pflanze wagerecht zur Klinostatachse zu gestatten, kann eine Seitenachse **3** an der Hauptachse **1** befestigt werden. Die Versuchspflanze, welche in einem kleinen Zinktöpfchen (3 cm hoch und 4 cm diam.) steht, wird auf einem kleinen beweglichen Tische **4** aufgestellt und mittels Deckel und Henkel **6** fixiert. Der Henkel **6** wird mit einer Schraube **7** fest auf dem Tische angeklemmt, wodurch eine feste Verbindung zwischen Apparat und Pflanze hergestellt ist. Der Tisch **4** wird an

der Achse **1** fixiert durch das Emporziehen des Handgriffs **5**. Im Deckel ist eine Öffnung für die Pflanze, und auf dem Deckel sind

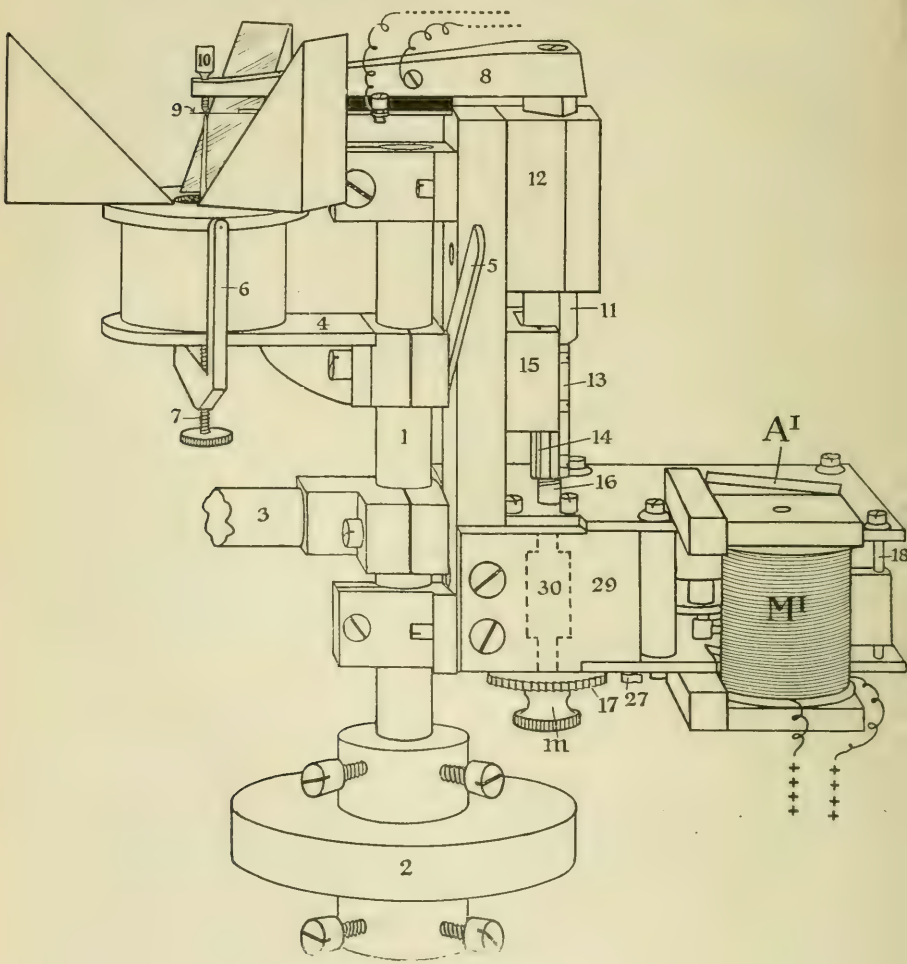


Fig. 1. Das Auxanometer.

drei kleine Spiegel für Belichtungen angebracht worden. Ich habe drei Spiegel gewählt, weil man dann durch die Dividierung mit π

(= ungefähr 3) sofort Werte erhält, welche derjenigen einer einseitigen Belichtung vergleichbar sind. Die Pflanze wird genau unter der Mitte der Kontaktvorrichtung **9** aufgestellt.

Auf das Messingstück **8** ist ein feiner Messingstreifen mittels Hartgummi isoliert angebracht und daran ist ein äußerst dünner Platinstreifen **9** gelötet. Auf dem Platin ist ein winziges Goldplättchen festgelötet worden, einer Schraube **10** genau gegenüber. Diese, im Messingstück **8** angebrachte Schraube trägt in ihrem unteren Ende eine feine Platinspitze. Diese Vorrichtung ist sehr sorgfältig gearbeitet. Es ist eine zwingende Bedingung, daß die Platinfeder sehr leicht einem Druck nachgibt und doch federnd ist. Wenn Schraube **10** auf dem kleinsten Abstand von dem Goldplättchen entfernt ist, ohne Kontakt zu machen, genügt ein Gewicht von 2 mgr. um in inverser Lage den Strom zu schließen. Auch muß der Versuch sich automatisch einstellen, wenn die Pflanze nicht gerade wächst oder nutiert. Dafür ist der Platinstreifen nur schmal und erlaubt nur eine Abweichung der Pflanzenspitze geringer als 1 mm.

Das Messingstück **8** ist auf einem sechseckigen Prisma **11** angebracht worden, das in einem allseitig gut passenden Gestell **12** läuft. Dieses Prisma ist mittels einer steifen, inneren Spiralfeder fest, aber doch beweglich, mit der gespaltenen Mutter **13** verbunden. Diese Mutter läuft mit Zapfen **14** in Schlitten **15**. Eine sehr sorgfältig bearbeitete Mikrometerschraube **16** paßt in die Mutter **13**. Die Schraube hat eine Ganghöhe von 0,5 mm. An der Schraubenachse ist ein Zylinder **30** ausgespart worden, welcher genau in Gestell **29** paßt. Wenn die Mikrometerschraube gedreht wird, werden also die Mutter **13**, das Prisma **11** und die Kontaktvorrichtung gehoben oder gesenkt. Am unteren Ende der Mikrometerschraube ist ein Zahnrad **17** mit 100 Zähnen angebracht in solcher Weise, daß die Kontaktvorrichtung gehoben wird, wenn das Rad in der Richtung der Zähne gedreht wird.

Im Anfang geschah dies durch einen kräftigen Elektromagneten, welcher mit seinem Anker eine Sperre anzog. Eine Spiralfeder zog den Anker gerade so weit zurück, daß die Sperre, wenn der Strom

wieder geschlossen wurde, ein, zwei oder mehr Zähne mitnehmen würde. Diese einfache Methode aber war nicht brauchbar, weil durch die stoßweise Bewegung das Rad bisweilen zu weit gedreht wurde. Dieser Fehler konnte nur durch eine ziemlich komplizierte Vorrichtung beseitigt werden.

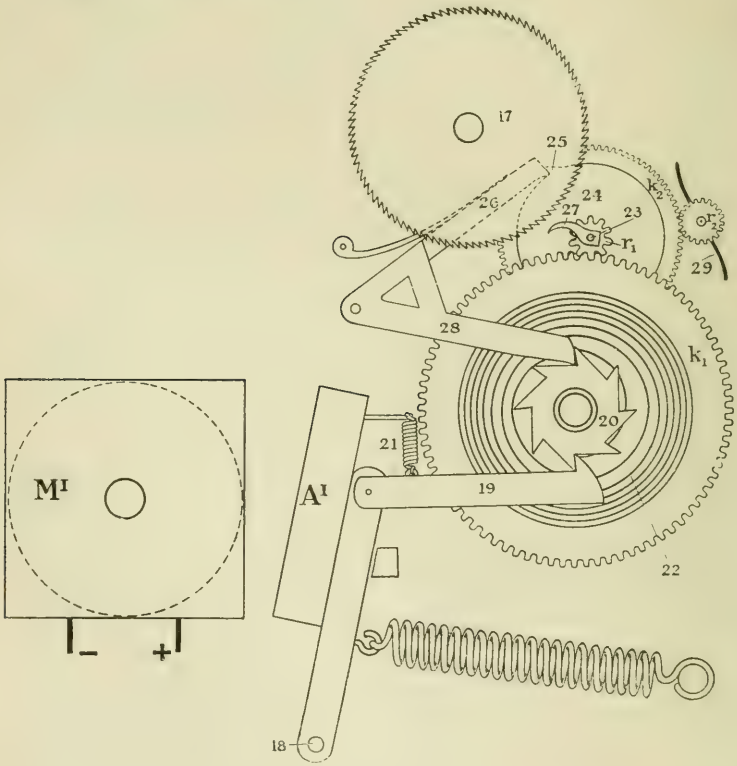


Fig. 2. Erklärung im Text.

Dieser Mechanismus ist von Herrn de Bouter entworfen worden. Jedesmal, wenn ein Strom durch die Spule des Elektromagneten M^I fließt, wird der Anker A^I angezogen. Dieser Anker (siehe Fig. 2) dreht um die Achse **18**. An dem Anker ist ein Hebel mit Zahn **19** angebracht, welcher durch die Spiralfeder **21** gegen das

Sperrad **20** angedrückt wird. Auf derselben Achse, woran dieses Rad angebracht ist, ist die Uhrfeder **22** montiert, welche aufgewunden wird, wenn der Anker A^I vom Magneten angezogen wird. Diese Feder leistet einen Druck auf das Uhrwerk, das aus den Zahnrädern k_1 und k_2 und den Trieben r_1 und r_2 besteht. Sie kann sich aber nicht entspannen, weil sich auf der Achse **23** von Zahnrad k_2 und Triebe r_1 auch ein Echappementrad **24**, mit einem Zahn **25** befindet. Der Zahn wird festgehalten von Sperrkegel **26**. An derselben Achse **23** ist auch ein kleines Zäpfchen **27** angebracht, das, wenn es runddrehen würde, in einen Zahn des Zahnrads des Auxanometers **17** hineingreifen und dieses Rad über eine gewisse Strecke in seiner Rotation mitnehmen würde.

Der Sperrkegel **26** ist einheitlich verbunden mit der Gegensperre **28**, welche die direkte Entspannung der Feder **22** verhindert. Sobald nun der Anker A^I angezogen und dadurch die Feder **22** weiter aufgewunden wird, weichen die Gegensperre **28** und damit Sperrkegel **26** aus. In dem Augenblicke, in welchem die Gegensperre **28** über die Spitze des Sperrades **20** gleitet, kommt Zahn **25** frei und macht Achse **23** mit Zubehör eine Umdrehung. Auch das Zäpfchen **27** dreht mit und nimmt das Zahnrad **17** über eine gewisse Strecke mit. Durch die Anwendung von Zäpfchen **27** von verschiedener Länge kann man sehr genau die Zähnezahl regulieren, welche durch das Zäpfchen jedesmal mitgenommen wird. Zwei Zähne (= 10 μ) erwies sich für *Avena* am besten geeignet.

Die allmähliche Drehung des Zahnrades **17** gewährt eine große Genauigkeit. Die Verhältnisse der Zähnezahlen des Zahnrads k^1 und des Triebes r_1 sind so gewählt (8:1), daß bei jeder Anziehung des Ankers das Uhrwerk genau so weit abläuft, als es zu gleicher Zeit aufgewunden wird. Die Ablaufsgeschwindigkeit des Uhrwerks wird von einer Flügelregulation **29** moderiert.

Dieses Auxanometer gestattet die Registrierung einer Längenzunahme von ungefähr 3,5 cm eines Keimlinges, ohne jewelche Verstellung. Vor jedem Versuch hat man nur die Kontaktvorrichtung durch Drehung an der Mutter **m** herunter zu drehen. Das Aufstellen der Pflanze geht am besten, wenn man die Pflanze genau

unter dem Kontakte anbringt und fixiert. Dann dreht man langsam und vorsichtig an der Mutter **m** den Kontakt weiter herunter, bis die Pflanze zum ersten Mal den Kontakt herstellt.

Die Mikrometerschraube des Auxanometers wurde geaicht mit der horizontalen Mikrometervorrichtung eines Zeiß-Mikroskops Dazu wurde an den Mikroskoptubus ein Seitenstück angebracht mit einer Messingspitze am Ende. Diese Spitze wurde genau unter den Kontakt gebracht und emporgedreht. Dann wurde mittels der Mikroskopmikrometerschraube der Tubus jedesmal so weit emporgedreht, bis der Kontakt hergestellt und die Kontaktvorrichtung verstellt wurde. Dies geschah über die ganze Länge der Schraube genau jede 10 μ.

Wie schon Bovie l. c. bemerkt hat, bietet der Umstand, daß die Aufstellung der Pflanze völlig unabhängig ist von dem Registrierapparat einen großen Vorteil. Auch ich habe diesen Umstand benutzt.

Nur das beschriebene Auxanometer ist in einem Dunkelzimmer mit Vorrichtung für konstante Temperatur aufgestellt. Dieses Zimmer wurde schon von Frl. Talma (40) S. 375 u. f., und später von Frl. Zollikofer (45) S. 242, beschrieben. Seitdem ist die Thermoregulation viel verbessert worden durch eine verbesserte Aufstellung des Thermoregulators und die Erneuerung der Relais, so daß die Temperatur sehr konstant ist. Hierzu trägt auch die verminderte Ventilation bei. Denn die hohen Kosten der elektrischen Heizung haben uns gezwungen, die Röhren für Luftzu- und Abfuhr mit Klappen abzuschließen. Nur nach der Beendigung eines Versuchs, meistens spät am Abend, werden die Klappen geöffnet und wird mittels eines elektrischen Fächers ventiliert.

Das Auxanometer wurde für Versuche mit Schwerkraftreizung angebracht auf die Achse eines Universal-Klinostaten nach Van Harreveld (21), welcher ungefähr in der Mitte des Zimmers steht. Unten am runden Klinostattische sind 4, von einander und vom Klinostate isolierte, konzentrische Messingringe angebracht worden, gegen welche Schleppkontakte drücken, um die elektrischen Verbindungen, während der Rotation, herzustellen.

Alle anderen zum Apparat gehörigen Teile sind in einem willkürlichen Zimmer aufgestellt, wo auch die zum Klinostate gehörige Sekundenuhr steht.

§ 3. Die Relais.

Wie schon betont wurde, schließt die Pflanze einen sehr schwachen Strom. Um Funken bei der Stromöffnung zu vermeiden, könnte man einen Kondensator oder einen Widerstand (parallel mit dem Kontakte) in den Stromkreis aufnehmen. Man kann Funken aber sicherer vorbeugen durch die Anwendung eines Stromes von nie-

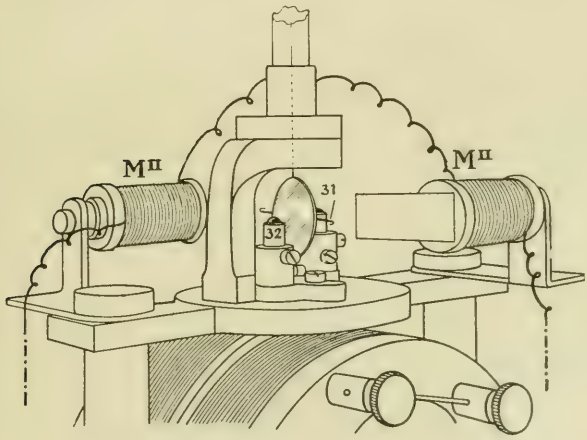


Fig. 3. Das Galvanometer, umgebaut als Relais.

driger Spannung, welcher durch ein geeignetes Relais umgeschaltet wird. Ein solches Relais wurde in einem Spiegelgalvanometer gefunden. Hinter dem Spiegel des Galvanometers wurde ein weicheisernes Stäbchen (**31**) (siehe Fig. 3) angebracht.

An beiden Enden des Stäbchens sind zwei umgebogene Platinstiftchen gelötet. Wenn der Spiegel dreht, dreht das eiserne Stäbchen mit und tauchen die beiden Platinstiftchen in zwei Behälter mit Quecksilber hinein, wodurch ein zweiter Stromkreis geschlossen wird. Dieses als Relais umgebaute Galvanometer hat viele Vorteile.

Erstens ist das System äußerst empfindlich. (Jede Spule des Galvanometers hat 4000 Windungen.)

Und zweitens: weil das Galvanometer keinen eisernen Kern hat, im Gegensatz zu sonst üblichen Relais, ist die Selbstinduktion so gering, daß der Öffnungsfunken ganz unterbleiben wird.

Schließlich fordert die Drehung des Spiegels eine ziemlich lange Zeit; dieses Relais hat also eine große Inerz. Kurze Stromstöße, wie sie z. B. durch Vibrationen usw. verursacht werden können, sind nicht imstande, das eiserne Stäbchen in das Quecksilber zu bringen. Um das letztere zu erreichen, muß der Strom wenigstens während $^1/_5$ Sekunde geschlossen sein. Auf diese einfache Weise ist der störende Einfluß von Erschütterungen genügend beseitigt.

Nebst dem Widerstand der Spulen des Galvanometers ist noch ein so großer Widerstand in den Stromkreis eines Akkumulatoren eingeschaltet, daß der Spiegel gerade noch einen ganzen Ausschlag macht. Die Stromstärke ist ungefähr 1 Milliampère.

Der Strom, welcher das Galvanometer III (siehe Fig. 4) durchfließt (.....), schließt einen zweiten Stromkreis (- - - - - - - - - - - - -), welcher ebenfalls von einem Akkumulatoren abgeleitet worden ist. Hierdurch wird mittels eines zweiten Relais IV ein dritter Kreis geschlossen (—·—·—·—·—·—·—·—). Der Strom dieses und anderer Kreise ist vom Zentralnetze (220 Volt Gleichstrom) abgeleitet worden. Die Stromstärke wird durch geeignete eingeschaltete Widerstandslampen reguliert. Dieser Strom löst drei Dinge aus:

1. Ein drittes Relais V wird affiziert, welches den Elektromagneten M^I des Auxanometers (+ + + + + + + + + + + + + +) durchfließt. Dadurch geht die Kontaktvorrichtung 10 μ empor.

2. Wenn die Platinstifte 31 in das Quecksilber hineingedrungen sind, ist eine ziemlich erhebliche Kraft nötig, um diese wieder frei zu machen. Der Erdmagnetismus ist nicht imstande die Oberflächenspannung des Quecksilbers mit Sicherheit zu überwinden. Deshalb fließt dieser Strom durch zwei kleine Elektromagneten M^{II}, welche wagerecht zu dem eisernen Stäbchen angebracht sind. Letzteres wird jetzt kräftig zurückgezogen; die Schwingungen des Spiegels werden

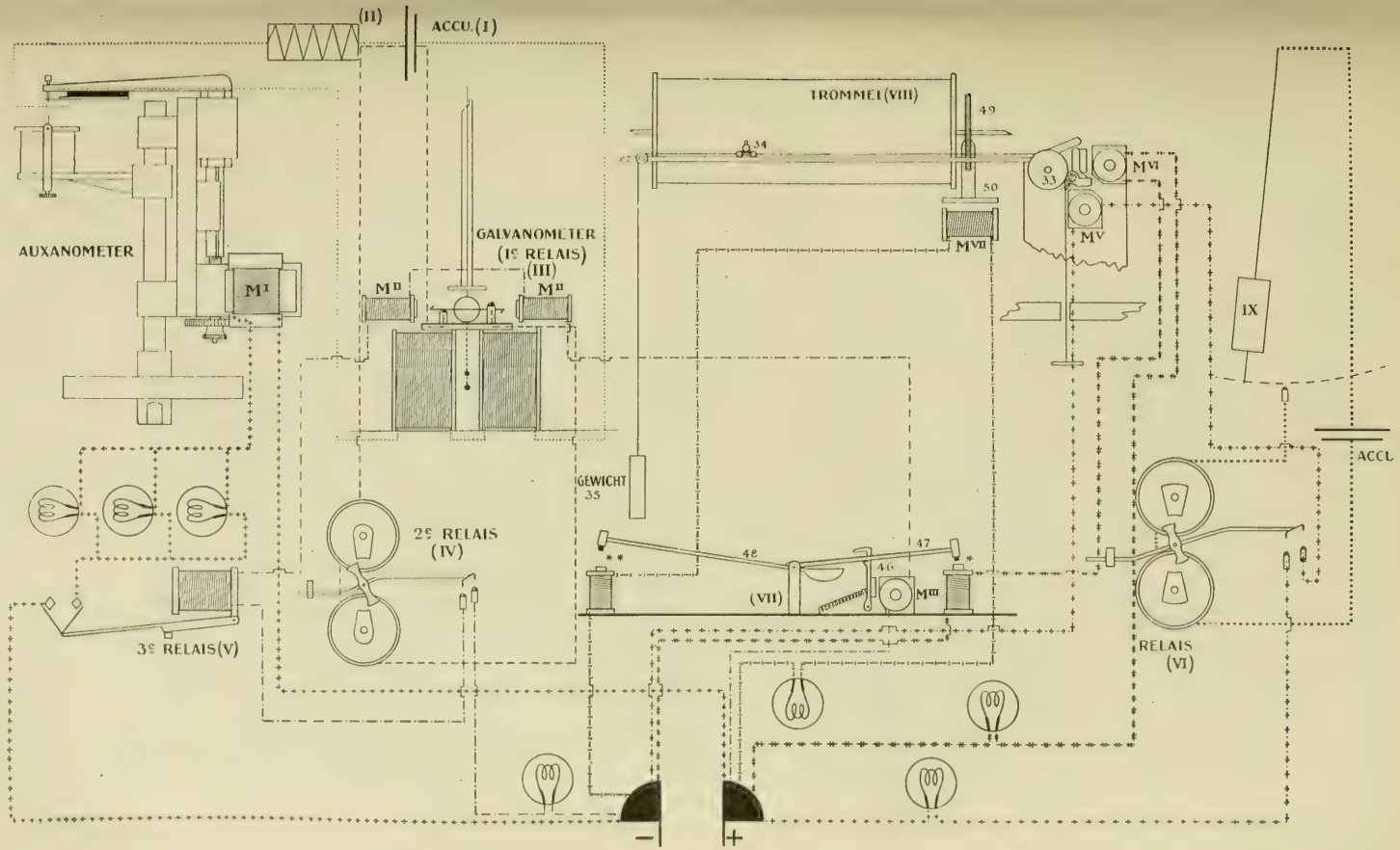


Fig. 4. Schaltungsskizze.

durch Papierstreifen, die auf die Magnetkerne gekittet sind, abgeschwächt.

3. Ein Elektromagnet M^{III} einer Wippe VII wird aktiviert. Diese Wippe ist ein Unterteil des Registrierapparates.

§ 4. Die Registriervorrichtung.

(Siehe Fig. 4 und 5.) Ein einfacher elektrischer Mechanismus zieht die Feder[1], welche auf ein Wägelchen **34** angebracht worden ist, das Papier entlang. Zwei Elektromagneten M^{V} und M^{VI} beherrschen diese Bewegung. Die vordere Seite des Wägelchens **34** ist mittels eines Fadens verbunden an einer hölzernen Rolle **33**, die andere Seite mit einem Gewicht **35**. Die Rolle **33** ist auf derselben Achse montiert worden mit dem Sperrad **36**, welches nach rechts dreht, wenn die metallene Vorrichtung **37** mit dem Sperrkegel **38** nach unten geht.

Jede Sekunde wird durch einen Sekundenpendel IX ein Stromkreis geschlossen (·····), welcher mittels eines Relais VI(-+-+-+-+-+-+-+-+-), den Elektromagneten M^{V} aktiviert. Dieser Magnet zieht die metallene Vorrichtung **37** an, weil der Anker **40** auf dieser Vorrichtung angebracht ist. Auch Sperrkegel **38** geht mit nach unten und so wird Sperrad **37** um einen Zahn nach rechts gedreht. Auf der mitdrehenden hölzernen Rolle wird deshalb der Faden aufgewunden, an dem das Wägelchen verbunden ist. Das Wägelchen **34** wird auf diese Weise jede Sekunde um 1 mm nach rechts gezogen. Eine Spiralfeder **42** zieht die Vorrichtung **37** zurück, bis diese durch den Messingblock **43** gehemmt wird. Der Sperrkegel **38** liegt dann gerade in dem folgenden Zahn des Sperrads **36**. Eine Gegensperre **41** verhütet das Zurückrollen des Wägelchens in diesem Augenblicke; diese Gegensperre ragt mit einem Zapfen durch einen metallenen Ring **44** hinaus. Dieser Ring ist mit dem Anker **39** vom Elektromagneten M^{VI} auch auf der Vorrichtung **37** angebracht worden. Wenn nun ein Strom diesen Magneten M^{VI} durchfließt,

---

[1] Solche gläsernen Federn werden im Meteorologischen Institut zu de Bildt verwendet. Dr. C. Schoute war so freundlich, mir einige Modelle zur Verfügung zu stellen.

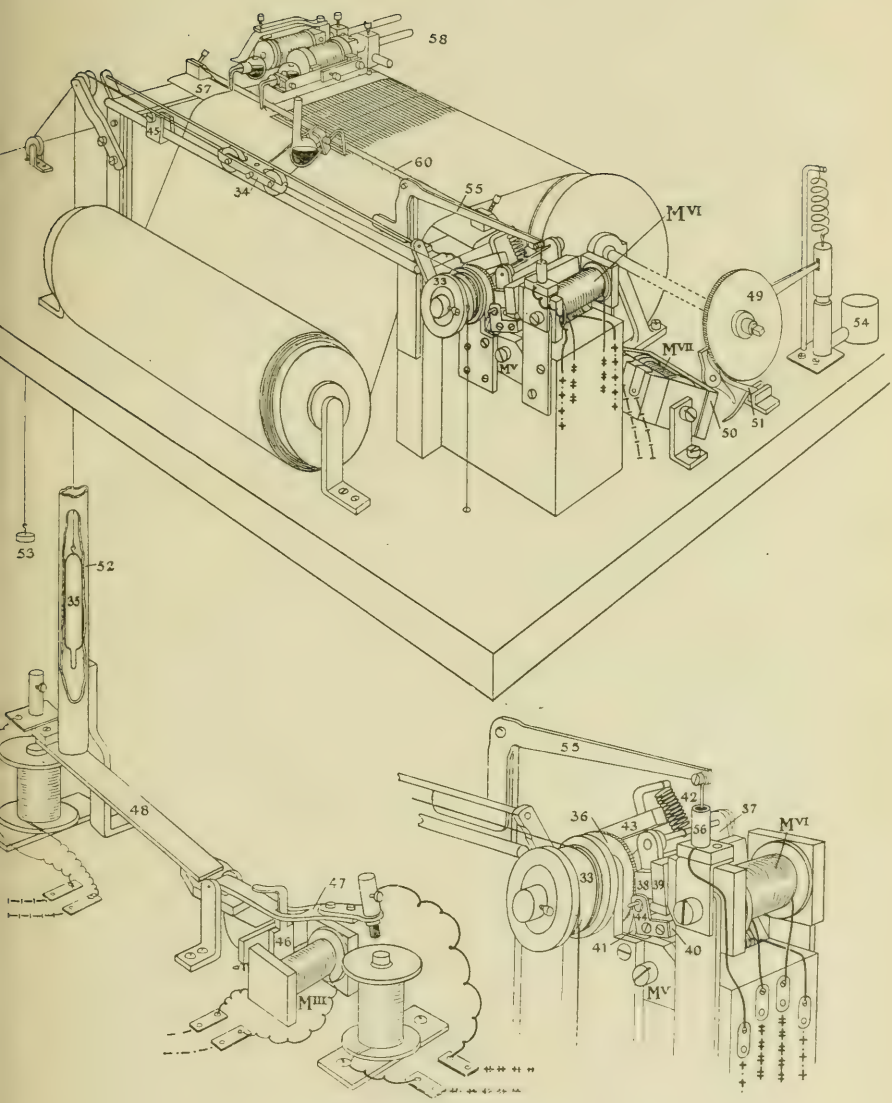


Fig. 5. Der Registrierapparat.

wird die ganze Vorrichtung **37** nach rechts gezogen. Auch die Gegensperre **41** geht mit, denn der Ring **44** zieht den Zapfen mit. Auf diese Weise kommen Sperrad **36** und die Rolle **33** frei, und das Wägelchen fährt zurück, indem das Gewicht **35** herunter fällt.

Dieser Elektromagnet M^{VI} wird nun von einer Wippe aktiviert, denn wir haben gesehen, daß jedesmal, wenn die Pflanze den Kontakt herstellt, ein Strom die Spule des Magneten M^{III} durchfließt. Dieser Magnet zieht dann seinen Anker **46** an und entnimmt dadurch dem Hebel **47** seine Stütze. Dieser Hebel schließt bei* den Stromkreis (++++++++++++) für den Magnet M^{VI}.

Wenn das Gewicht **35** gefallen ist, drückt es den Hebel **48** herunter, und dieser hebt mit seinem kürzeren Ende den Hebel **47**, wodurch der Strom des Magneten M^{VI} geöffnet wird. Die Vorrichtung **37** wird dann durch eine (in der Figur unsichtbare) Spiralfeder vom Magneten M^{VI} zurückgezogen nach links. Der Sekundenpendelstrom fängt sofort wieder an das Wägelchen aufzuziehen. Damit das Gewicht **35** immer auf der rechten Stelle drückt, wird der Fall von einer Röhre geleitet.

Da die Trommel stillsteht, würde die folgende Linie auf derselben Stelle geschrieben werden wie die vorangehende. Deshalb wird vom Gewicht bei ** ein Stromkreis(—|—|—|—|—|—|—|—|—|—|—|) geschlossen, welcher den Elektromagnet M^{VII} aktiviert. Anker **50** wird angezogen und damit ein Sperrkegel. Letzterer drückt das Sperrad **49**, das an der Trommelachse angebracht worden ist, um einen Zahn weiter, wodurch die Trommel um 1,5 mm gedreht wird. Die neue Linie wird also 1,5 mm weiter geschrieben als die vorige. Weil die Trommel eine große Inerz hat und bisweilen zu weit gedreht wurde, wird die Bewegung von einer Ölpumpe **54** gehemmt, während eine Gegensperre **51** das Zurückrollen der Trommel verhindert. Wenn Gewicht **35** wieder emporgezogen wird, wird der Strom des Trommelmagneten wieder geöffnet, weil Hebel **48** durch ein Gewicht am kürzeren Hebelarm gehoben wird.

Auf diese Weise ist eine Registrierung hergestellt, wobei die Länge jeder Linie in mm wiedergibt, wieviel Sekunden die Pflanze für ein Wachstum von 10 μ brauchte. Da die Linien 1,5 mm von-

einander gezogen werden, hat 15 cm beschriebenes Papier Beziehung auf 1 mm Wachstum (100 Linien).

Es ist selbstverständlich, daß verschiedene Vorkehrungen und Sicherheitsmaßregeln getroffen sind, um eine sichere Aufstellung zu bekommen. Nur die wichtigsten werden hier genannt.

Erstens muß die Registrierung automatisch ausgeschaltet werden, wenn die Pflanze unrichtig wächst, das heißt, wenn sie nicht länger den Kontakt herstellt (siehe S. 11). In diesem Falle wird das Wägelchen **34** natürlich ganz aufgezogen und stößt schließlich auf einen Hebel **55**. Der Strom, welcher den Sekundenmagnet M^V durchfließt, geht durch diesen Hebel (fortgelassen in der Schaltungsskizze) und von da in ein Töpfchen mit Quecksilber **56**. Durch das aufdringende Wägelchen wird zuletzt der Hebel aus dem Quecksilber gehoben, und der Strom ist geöffnet.

Um während längerer Zeiten registrieren zu können, sind einige Meter Papier nötig. Dieses Papier ist auf eine zweite Trommel gewickelt und geht über eine Messingplatte nach der Registriertrommel. Auf der Messingplatte **57** wird es beschrieben, so daß die Feder immer auf demselben Niveau schreibt, während die Trommel dicker wird.

Um eine gerade Abszisse zu bekommen, muß das Wägelchen immer auf derselben Stelle gehemmt werden. Dies wurde erreicht durch eine Klampe **45** und durch ein kleines Gegengewicht, das mit Rolle **33** verbunden ist. Dieses Gegengewicht wird von der Unterseite des Tisches gehemmt, wenn das Wägelchen die Klampe **45** erreicht hat. Ein zweites Gewicht **53** zieht am Wägelchen, wenn das Gewicht **35** auf Hebel **48** niedergekommen ist.

Um dem langweiligen Abbrennen der Kontaktstellen vorzubeugen, sind an der Wippe Spulkontakte angebracht worden, wobei der Öffnungsfunken durch Selbstinduktion fortgeblasen wird.

Die Verteilung der Linien ist hergestellt worden durch die auf einem Messingstreifen **60** gekitteten Borsten, welche auf Abstände von 5 mm durch die noch feuchte Tinte schleppen.

Parallel mit der Abszisse zieht ein elektrisches Zeitsignal eine gerade Linie, welche nach Belieben, z. B. jede 10 oder 6 Minuten,

durch einen Querstrich unterbrochen wird. Dieses Zeitsignal wird in der von Van Harreveld (21) beschriebenen Weise (S. 187 u. f.) von der Sekundenuhr gegeben. Da die „Wachstumslinien" 1,5 mm voneinander gezogen werden, gibt der Abstand zwischen zwei Zeitsignalen sofort bis auf 10 μ genau die Längenvermehrung der Pflanze während 10 bzw. 6 Minuten. Weil es vorkommen kann, daß das Wägelchen zurückfährt, gerade nachdem das Zeitsignal gegeben wird und das folgende Zeitsignal gerade vor dem Zurückrollen gegeben wird, ist der größtmögliche Fehler 20 μ. Auf diese Weise haben wir eine einfache Methode, nicht nur um unsere Resultate mit denjenigen anderer Forscher zu vergleichen, sondern auch um unsere Versuche wiederzugeben. Denn es ist nicht möglich alle verschiedene Meter lange Protokolle zu reproduzieren. Dazu kommt noch, daß die „Zeitlinie" weitaus leichter berechenbare Werte gibt als die zahllosen „Wachstumslinien". Nichtsdestoweniger aber haben die Originalprotokolle großen Wert, denn daran kann man Einzelheiten zurückfinden, welche die „Zeitlinie" allein nicht gibt. Die Wachstumsverzögerungs- bzw. Förderungskurven, wie die „Wachstumslinien" diese vorführen, laufen ja viel gelinder, als wie man sie aus der „Zeitlinie" konstruieren kann.

Endlich kann man, wenn man auf einen Klingelknopf im Dunkelzimmer drückt, noch mit einem zweiten Signal 58 einen Punkt auf das Papier setzen in dem Augenblicke, in welchem man die Pflanze belichtet hat oder auf dem Klinostaten rotieren läßt usw.

Ich gebe hier eine etwas verkleinerte Reproduktion eines Protokoll-

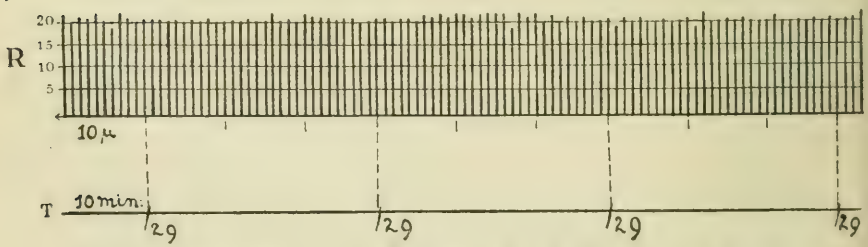


Fig. 6. Registrierung von 1 mm Wachstum. Bei R gibt jede Linie an, wieviel Zeit die Pflanze für 10 μ Wachstum brauchte. T = die Zeitlinie; jede 10 Minuten war die Längenvermehrung 290 μ.

teiles wieder, das 4,05 m lang ist und sich bezog auf eine Längenvermehrung von ungefähr 27 mm im Dunkeln.

Dieser Apparat ist nicht nur geeignet für Wachstumsmessungen. Man kann auch sehr genau den Krümmungsverlauf nach einseitiger Reizung damit bestimmen. Die Pflanze wird dann auch gerade unter der Kontaktvorrichtung aufgestellt, man benutzt jetzt einen Deckel ohne Spiegel. Wird die Pflanze einseitig gereizt, dann wird das Wachstum in der Längsrichtung allmählich geringer, bis die Pflanze sich ganz unter dem Kontakt hinweggekrümmt hat.

§ 5. Das Material.

Im Anfang wurden verschiedene reine Linien des Hafers benutzt: Sieges-, Kron-, Liwogo- und Goldregen-Hafer. Die erste Varietät erwies sich bald als die meist geeignete. Ein ausreichender Vorrat Samen des Sieges-(Segre-) Hafers wurde mir freundlichst von Herrn Dr. Åkerman in Svålöv zur Verfügung gestellt.

Die Samen wurden entspelzt und auf feuchtes Fließpapier in Keimschalen ausgelegt. Nach 1½ oder 2 Tagen fängt die Wurzelentwicklung an; dann wurden die Samen in feuchte, gesiebte Erde eingepflanzt, in kleinen runden Zinktöpfchen. In der Mitte der gut mit Erde ausgefüllten Gefäße wurde mittels eines dreieckigen hölzernen Spatels eine 1 cm tiefe Rinne gemacht, worin der Samen gebracht wurde. Die Rinne wurde dann mit Erde ausgefüllt. Ich habe die Samen tiefer gepflanzt, als man es gewöhnlich tut, weil bei höherer Einpflanzung eher Erdverschiebungen auftreten, die Schwierigkeiten verursachen würden. Bei der von mir angewandten Methode erwiesen die Pflanzen sich so gut in der Erde befestigt, daß man selbst bei Versuchen mit Klinostatrotationen keine speziellen Vorkehrungen zu treffen hat. Die tiefere Einpflanzung erschien mir mehr wünschenswert als die Fixierung der Pflanzen mittels Gips oder Nesseltuch.

Wo in dieser Arbeit die Koleoptilenlänge angegeben wird, ist die ganze Länge gemeint, vom Samen ab gemessen.

Jeden Tag wurden acht gut gekeimte Samen eingepflanzt. Diese blieben dann noch 24 Stunden im Dunkelzimmer des Gewächs-

hauses. In diesem Raum war die Temperatur nicht konstant; sie schwankte bei normalem Wetter zwischen 19° bis 24°. An heißen Tagen wurde kräftig ventiliert, um die Temperatur nicht über 24° steigen zu lassen. Am zweiten Tage wurden die Pflanzen in einem lichtdicht abgeschlossenen Kistchen in das Versuchszimmer gebracht. Sie wurden dann noch einmal begossen und blieben weiter im Dunkeln bei konstanter Temperatur. Am dritten Tage wurde eine Pflanze für den Versuch ausgewählt; die oberirdische Länge wurde mittels eines transparenten Maßes bei rotem Lichte bestimmt, und die Pflanze auf dem Auxanometer aufgestellt. Dies war der einzige Augenblick daß die Pflanze direkt mit rotem Lichte bestrahlt wurde. Wenn die Anfangslänge bekannt ist, kann man ja bei jeder Stufe des Versuchs die Länge nachher bestimmen, weil jede 15 cm des Protokolls 1 mm Wachstum entspricht.

Die weiteren Manipulationen im Versuchszimmer wurden im Dunkeln ausgeführt, wobei drei äußerst schwache, rote Glühlämpchen (Wellenlänge des Lichtes 625—800 mm) zur Orientierung dienten. Diese Lämpchen können eingeschaltet werden, wenn man in das Zimmer hineintritt; eines ist angebracht an der Stelle wo elektrische Ströme für die Apparate ein- und ausgeschaltet werden müssen; eines bei der Belichtungsvorrichtung und das dritte bei der Tür des Zimmers. Die roten Punkte im Zimmer zeigten mir, wo ich die Handgriffe zu tun hatte.

Kapitel II.

FRAGESTELLUNG.

§ 6. Allgemeines.

Obgleich die jetzt beschriebene Methode für Wachstumsmessungen überhaupt brauchbar ist, werden in dieser Arbeit nur einige derjenigen Fälle beschrieben, wo Änderungen des Wachstums von Änderungen der äußeren Verhältnisse hervorgerufen werden.

Seitdem Blaauw (4—6) die Theorie aufstellte, das der Phototropismus nur eine rein sekundäre Erscheinung sei, welche notwendig resultieren muß aus der ungleichen Lichtwachstumsreaktion der beiden Seiten des belichteten Organs, haben viele Forscher versucht, diese Theorie mit den Tatsachen zu vergleichen.

Es ist in der Tat eine wichtige Sache für unsere Kenntnis der Lebenserscheinungen, daß festgestellt wird: inwieweit eröffnet Blaauw's Theorie die Möglichkeit, das Geheimnisvolle, daß bis jetzt die sogenannten „Reizerscheinungen" verhüllte, zu enthüllen? Aber auch wenn die Möglichkeit besteht, die Reizerscheinungen in die Wachstumserscheinungen einzureihen, werden diese nicht ohne weiteres erklärt sein, denn das Wachstum an sich ist ein Prozeß, dessen Kenntnis noch recht mangelhaft genannt werden muß. Jede weitere Untersuchung nach dem Einfluß einer „Reizung" auf das Wachstum hat also ein zweiteiliges Ziel:

1. Die Untersuchung einer etwaigen Beziehung zwischen Tropismus und Wachstumsänderungen, welche durch denselben „Reiz" verursacht werden (Blaauw's Theorie).

2. Die Vermehrung unserer Kenntnis des Wachstumsvorganges selbst.

Indem Blaauw (4—6) sich das Erste als Ziel gestellt hatte, hat Vogt (42) ungefähr zur gleichen Zeit mehr speziell derartige Untersuchungen gemacht, um das Wachstum von *Avena* zu studieren.

Vogt kam zu dem Schluß, daß für eine Lichtwachstumsreaktion eine viel größere Lichtmenge (3000 MKS) nötig ist, als für eine phototropische Krümmung. Sierp (34) kam später zu entgegengesetzten Resultaten. Dieser Unterschied wird wohl darin liegen, daß Vogt immer von oben her belichtete, wodurch die Pflanze nur einen winzigen Teil des zugeführten Lichtes empfängt.

Van de Sande Bakhuyzen (2) hat die Frage von einer ganz anderen Seite angefaßt. In Anknüpfung an Blaauw's Theorie hat er die Ergebnisse von Arisz (1) über phototropische Krümmungen und Stimmungsänderungen auf rein mathematischem Wege umgerechnet und daraus die Lichtwachstumskurven konstruiert. Er konnte sich dabei nur stützen auf die Ergebnisse, welche Vogt und Sierp bei ihren Wachstumsmessungen erhalten hatten. Es wird also einleuchtend sein, daß die Umrechnungen von van de Sande Bakhuyzen nicht immer stimmen werden mit den Befunden weiterer Untersuchungen. Nichtsdestoweniger werden seine Betrachtungen als Arbeitshypothese wertvolles Material zur Verfügung stellen.

Bisher ist von allen Forschern angenommen worden, daß das Wachstum von *Avena* im Finstern und bei konstanten Versuchsbedingungen ein recht konstantes sei. Daß man nicht immer davon überzeugt gewesen ist, hat sich in Vogt's Ausspruch erwiesen, wo er es nicht ratsam achtet, in kürzeren Zeitintervallen als drei Minuten das Wachstum zu messen, wegen der Gefahr „stoßweiser Änderungen des Wachstums" (l. c. S. 206).

Es schien mir wünschenswert, zuerst das Wachstum im Dunkeln während längerer Zeit genau zu messen, bevor andere Versuche angestellt würden. Auch Frl. Zollikofer (45) hat während einiger Stunden das Wachstum im Dunkeln bei rotem Lichte bestimmt. Ich meine dennoch meine Versuche beschreiben zu müssen, weil sie sich auf viel längere Zeiten ausgedehnt haben und zugleich weitere Ergebnisse über die große Wachstumsperiode liefern.

§ 7. Dauerbelichtung und nachherige Finsternis.

Seitdem Blaauw (3) und Fröschel (18) gefunden haben, daß eine sehr geringe Lichtmenge genügt, um eine phototropische Krümmung auszulösen und daß für eine eben merkliche Krümmung eine bestimmte Lichtmenge nötig ist, hat die weitere Untersuchung über Phototropismus sich beschäftigt mit dem Auffinden von weiteren Beziehungen zwischen der zugeführten Energie, der sogenannten „Reizmenge", und der Reaktionsgröße, nach dem „Reizmengengesetz" und der Produktregel.

Das Arbeiten mit geringen Licht- und Schwerkraftmengen hat sich für diesen Zweck als notwendig erwiesen; daß man fast ausschließlich damit arbeitete, war eine logische Folge des Stadiums, in welche die Forschung nach diesen Erscheinungen gelangt war.

Derselbe Weg wurde verfolgt bei der Untersuchung nach der Lichtwachstumsreaktion, weil diese hauptsächlich nach dem Auffinden einer Beziehung zwischen Phototropismus und Wachstumsreaktion orientiert war.

Jedoch haben Vogt und Sierp (33 u. 36) auch das Wachstum von *Avena*-Koleoptilen beobachtet bei Dauerbelichtung mit verschiedenen Lichtintensitäten; zugleich haben sie die Endlänge gemessen, welche die Koleoptile in den verschiedenen Lichtintensitäten erreichten. Die Wahrnehmungen selbst sind nicht sehr exakt, ihre Ergebnisse aber sind so zweifellos, daß man daraus wohl seine Schlüsse ziehen darf. Es hat sich dann erwiesen, daß die Koleoptile eine desto kürzere Wachstumsperiode haben und eine desto geringere Endlänge erreichen, je höher die Lichtintensität war, womit sie bei Dauerbelichtung bestrahlt wurden.

Blaauw (6) hat diese Ergebnisse auch schon erwähnt und diskutiert (l. c. S. 194 u. f.) Er ist der Meinung, daß diese ganze Erscheinung dem Gebiete der Lichtwachstumsreaktionen zugehört; er meint aber auch, daß bei Dauerbelichtung die Sachen komplizierter sich gestalten als bei Belichtungen mit einer begrenzten Lichtmenge.

Damit kann ich mich nicht ganz einverstanden erklären. Die Versuche Vogt's und Sierp's haben uns gezeigt, daß durch eine Dauer-

belichtung von verschiedenen Tagen doch noch eine um so größere Wachstumsverkürzung hervorgerufen wird, je höher die Lichtintensität war. Die Pflanzen haben sich den verschiedenen Lichtintensitäten angepaßt; und die Pflanzen, welche mit geringeren Intensitäten bestrahlt wurden, haben nach dieser Anpassung ihr Wachstum, obgleich noch immer Licht zugeführt wurde, nicht weiter verringern können. Und doch hatten sie ihre Lichtempfindlichkeit nicht eingebüßt. Dieses hat ja Vogt gezeigt, als er bei Pflanzen, welche während 15 Stunden einer Dauerbelichtung mit 5 MK ausgesetzt gewesen waren, durch eine Intensitätserhöhung bis auf 100 MK noch eine deutliche Wachstumsreaktion hervorrufen konnte (l. c. S. 217). Aus diesen Versuchen läßt sich folgern, daß nicht nur die Lichtmenge bestimmend ist für die Lichtwachstumsreaktion, sondern daß auch die Lichtintensität von großer Bedeutung sein kann. Denselben Gedanken über Anpassung ist auch Blaauw (6) zugetan, wenn er sagt:

„Daß diese Anpassung zur Lichtwachstumsreaktion gehört, „wird jeder zustimmen, der die Reaktion vom Anfang an Stunden „lang verfolgt hat.... Die Pflanze zeigt also auf die Belichtung „eine Wachstumsreaktion und paßt sich darauf bei Dauerbelich- „tung einem ziemlich konstanten Wert an, welcher je nach dem Ver- „suchsobjekt und der angewandten Intensität eine Förderung oder „eine Verringerung sein kann."

Aus den genannten Untersuchungen läßt sich schließen, daß für die Anpassungserscheinungen die Lichtintensität bestimmend ist. Da diese Erscheinungen zweifellos auf Lichtwachstumsreaktionen zurückzuführen sind, so wird die Lichtintensität bei Dauerbelichtungen auch dafür bestimmend sein; diese tritt immer als „limiting-factor" in die Erscheinung. Alle diese Erwägungen und speziell Vogt's Versuche führen zu der Schlußfolgerung, daß die Lichtwachstumsreaktion in vollkommener Form nur von einer sehr großen Lichtmenge ausgelöst wird. Bis jetzt hat man mit geringeren Lichtmengen nur Bruchteile der ganzen Lichtwachstumsreaktion vorgeführt.

Daß gerade Blaauw einer anderen Meinung zugetan ist, ist ja

selbstverständlich, denn er war der erste, welcher mit damals (1909) erstaunlich kleinen Lichtmengen phototropische Reaktionen hervorgerufen hat.

Wenn die ganze Lichtwachstumsreaktion tatsächlich nur von einer großen Lichtmenge ausgelöst wird, hat man bis jetzt hauptsächlich nur die Lichtwachstumsreaktion differenziert, d. h. man hat mit verschieden großen, aber immerhin verhältnismäßig kleinen Lichtmengen die verschiedenen Anfangsstufen des Prozesses vorgeführt. Für eine exakte Analyse der Lichtwachstumserscheinungen ist diese Differenzierung allerdings von hohem Werte, um so mehr, wo ihre Befunde denjenigen des Phototropismus angeknüpft werden können und das war ja eben das erwünschte Ziel. Es würde aber nicht ohne Bedeutung sein, den ganzen Lichtwachstumsprozeß einmal zu integrieren, d. h. die ganze Lichtwachstumsreaktion für verschieden hohe Lichtintensitäten vorzuführen.

Festhaltend an dem Grundgedanken, daß die Lichtwachstumsreaktion durch eine relativ geringe Lichtmenge zustande gebracht wird, hat man es mit dem Begriff „Anpassung" nicht immer ganz genau genommen. In den letzten Jahren hat man öfters zu früh gemeint, daß die Pflanze einer bestimmten Lichtintensität angepaßt war und dann beobachtet, was geschah, wenn man die Pflanze nach der Belichtung wieder ins Dunkel zurückbrachte. Die dann auftretenden Wachstumsschwankungen hat man einer „Dunkelwachstumsreaktion" zugeschrieben. Da es aus theoretischen Gründen von dem größten Interesse ist, ob etwa eine Reaktion auftreten kann als Folge des Aufhörens einer Energiezufuhr (= Reizung) habe ich dieser Frage ein Kapitel (IV) gewidmet.

Wenn man in der Tat mit Sicherheit eine derartige Reaktion nachweisen könnte, müßte man darauf verzichten, für diese Erscheinungen Analogien zu suchen in Prozessen, welche die Chemie uns kennen gelehrt hat.

Dabei würde man nach kurzdauernder Reizung, bzw. Belichtung, überhaupt nicht sagen können, inwieweit die auftretende Reaktion der Reizung selber oder dem Aufhören der Reizung zuzuschreiben wäre. Man könnte z. B. wenn man nach allseitiger Vor-

belichtung einseitig nachbelichtet, die daraus resultierende phototropische Krümmung ebensogut der einseitigen Finsternis als der einseitigen Nachbelichtung zuschreiben.

Kurz, diese schon verwickelten Prozesse würden so kompliziert werden, daß man jeden Versuch sie zu entwirren, aufgeben müßte. Wenn es sich aber als sicher herausstellt, daß nach dem Aufhören der Reizung keine Reaktion mehr auftritt, dann wird man in der Reaktion einen sicheren Indikator haben, daß man die Pflanze „gereizt" hat. Bei den Belichtungsversuchen kann man ein solches Judizium entbehren; es wird aber wohl einleuchtend sein, welche gute Dienste solch' ein Indikator bei Schwerkraftversuchen leisten kann.

Ein zweiter Erfolg dessen, daß man immer mit kleinen Lichtmengen gearbeitet hat, ist, daß man einen sehr engen Verband gelegt hat zwischen Lichtempfindlichkeit und Wachstumsgeschwindigkeit.

Wenn man aber Rothert's Abhandlung (30) genau studiert, dann wird man m. E. finden, daß ein derartiger Zusammenhang zweifelhaft ist. Denn Rothert hat für *Avena* (l. c. S. 26, § 10 und S. 34—49, § 13—19) festgestellt, daß die Zone des maximalen Wachstums nicht zusammenfällt mit derjenigen der größten Lichtempfindlichkeit. Auch hat er für Panicum (l. c. S. 173, § 73) gefunden, daß „die heliotropische Reizbarkeit auch dann erhalten bleiben kann, wenn ein Pflanzenteil, infolge Einstellung seines Wachstums, seine heliotropische Krümmungsfähigkeit verloren hat."

Auch diese Frage, nach der Beziehung zwischen Wachstumsintensität und Lichtempfindlichkeit, wird im Kapitel IV in Betracht gezogen werden.

§ 8. Kleine Lichtmengen.

Nichtsdestoweniger haben die Versuche mit begrenzten Lichtmengen, wie schon betont wurde, eine große Bedeutung für weitere Untersuchungen. Denn dadurch wird uns ein Einblick gestattet in die Lichtempfindlichkeit der Objekte; und zweitens werden die ausgelösten Wachstumsreaktionen dem Phototropismus am nächsten

stehen. Jedoch kann an der bis jetzt benutzten Methode noch ein Fehler haften. Es ist ja immer mit „weißem" Lichte gearbeitet worden, und weißes Licht ist selbst eine komplexe Größe.

Das wird wohl bei lange dauernden Belichtungen, wobei man die Anpassungserscheinungen studiert und enorme Lichtmengen zuführt, wenig ausmachen und wenigstens den Effekt der Anpassung nicht beträchtlich beeinflussen. Wenn man aber die Wachstumsreaktion auf kleine Lichtmengen studieren will und die Reaktion in einer einfachen Form hervorzurufen wünscht, soll man auch den Reiz in seiner einfachsten Form zuführen und monochromatisches Licht benutzen. Bei der Methode der Wachstumsmessung bei rotem Lichte war das freilich nicht möglich, da das rote Licht doch den Effekt der Reizung trüben würde. Die von mir benutzte Methode hat diese Schwierigkeit beseitigt; und so habe ich eine Versuchsreihe angeordnet, wobei einfarbiges Licht dosiert worden ist (Kapitel V). Ich hatte damit zwei Absichten: erstens wollte ich einmal sehen, ob die Reaktionsart auf einfarbiges Licht vielleicht eine andere sei als die auf weißes Licht; und zweitens konnte ich in dieser Richtung die Richtigkeit der Blaauw'schen Theorie prüfen, weil die Lichtempfindlichkeitsverteilung im Spektrum für den Phototropismus schon durch Blaauw's Arbeit (3) bekannt geworden ist.

Die Anwendung von monochromatischem Licht bietet noch einen großen Vorteil. Denn bis jetzt hat man immer die Lichtmengen ausgedrückt in MKS d. h. in rein optischen Größen, welche nur für das menschliche Auge, also subjektiv bestehen. Einfarbiges Licht gestattet uns die Lichtmengen in physikalischen Energiegrößen auszudrücken. Die Annahme liegt auf der Hand, daß man mit einfarbigem Licht die Lichtwachstumsreaktion in ihrer einfachsten Form vorführen wird. Dies wird uns besonders zu Diensten kommen, wenn wir zuletzt untersuchen werden, ob und inwieweit Licht- und Schwerkraftreizung einander beeinflussen können.

§ 9. Die Schwerkraft.

Der Einfluß des Lichtes auf den pflanzlichen Organismus darf ein kompliziertes Problem genannt werden; dasselbe gilt aber in

noch höherem Grade für den Einfluß der Schwerkraft. Als die Gültigkeit des Bunsen-Roscoe'schen Gesetzes für den Phototropismus erwiesen wurde (Blaauw (3) und Fröschel (18) waren so viele Prozesse aus der Photochemie des Anorganischen bekannt, daß man die gefundenen Tatsachen den Beispielen aus der leblosen Natur einordnen konnte. Die völlige Unbekanntheit aber mit dem Wesen der physiologischen Wirkung der Schwerkraft wird wohl daran zuzuschreiben sein, daß es keine „Schwerkraft-Chemie" gibt, d. h. daß die Schwerkraft, soweit bekannt, bei chemischen Prozessen nur eine untergeordnete Rolle spielt.

Frau Rutten-Pekelharing's (31) Untersuchungen danken wir die Kenntnis, daß auch für den Geotropismus das „Reizmengengesetz" gültig ist. Was hier aber die „Reizmenge", oder selbst nur die „Menge", ist, ist dadurch nicht geklärt worden. Während die Schwerkraft selbst ja an der Ober- und Unterseite eines horizontal gelegten orthotropen Organs die gleiche ist, wird dennoch durch eine einseitige Einwirkung der Schwerkraft eine Krümmung ausgelöst, durch ungleiches Wachstum der Ober- und der Unterseite. Während beim Phototropismus die Vorder- und die Hinterseite verschieden große Lichtmengen bekommen, und man daraus verschiedenes Wachstum und schließlich eine Krümmung ableiten kann, läßt eine derartige Erklärung uns beim Geotropismus völlig im Stiche. Die einzige verständliche Auffassung ist, daß man die Energie nicht *außer*, sondern *in* der Pflanze suchen muß und annehmen muß, daß die Schwerkraft eine Massen- bzw. eine Druckwirkung ausübt. Die pflanzliche Zelle, und wahrscheinlich spezieller das Protoplasma, ist dieser Massenwirkung der Schwerkraft ausgesetzt. Ist diese Wirkung einseitig, so wird die bekannte geotropische Krümmung ausgelöst, ob aber die Einwirkung in vertikaler Stellung und die allseitige Einwirkung auf der horizontalen Klinostatenachse das Wachstum beeinflussen, darüber sind wir noch nicht eingehend unterrichtet worden.

Schon lange Zeit, bevor man die Reizerscheinungen mit denjenigen des Wachstums in Beziehung brachte, hat man über die Frage gestritten, ob die Schwerkraft in verschiedenen Stellungen als Reiz

wirke. So findet man die Meinung Pfeffer's (28): „es ist jedenfalls Unrecht, anzunehmen, daß nach der Überführung in die Ruhelage (Vertikalstand) der geotropische Reiz aufhört", derjenigen von Noll (27) gegenübergesetzt, der die Vertikalstellung als die „reizlose" Lage entscheidet.

Diese Frage ist zugunsten Pfeffer's Auffassung entschieden durch die interessante Arbeit von Frau Romell-Riß (29). Für die weitere Diskussion über die Meinungen Pfeffer's und Noll's verweise ich auf Frau Romell's Arbeit (l. c. S. 174 u. f.). Ihre Arbeit hat uns die Längskomponente der Schwere kennen gelehrt, wovon man schon früher (Bremekamp (19) S. 18,) die Existenz vermutet hatte. Frau Romell fand, daß eine allseitige Reizung vertikal zur Längsrichtung die Reaktion nach vorangehender oder folgender einseitiger Reizung nicht beeinflußte. Eine Zentrifugal- oder Schwerkraftreizung in der Längsrichtung aber hemmte die Reaktion auf einseitige Querreizung. In der jüngsten Zeit erschien die neue Arbeit von Frl. Zollikofer (45), die zum erstenmal das Wachstum nach allseitiger oder in der Längsrichtung einwirkender Schwerkraftreizung zu messen versucht hat. Sie hat dabei Blaauw's mikroskopische Methode benutzt und konnte also nicht *während* der Reizung ihre Messungen verfolgen. Die ältere Literatur ist von ihr diskutiert worden, so daß ich dafür auf ihre Arbeit hinweise. Es genügt hier nur noch zu betonen, daß man früher keine Änderungen des Wachstums auf der horizontalen Klinostatenachse gefunden hatte, mit der einzigen Ausnahme der Knoten einiger Gelenksprosse (Gramineenstengel: Elfving (17) und einige anderen Knotensprosse: Luxburg (25). Auch die Wirkung der Schwerkraft in der Längsrichtung würde das Wachstum nicht ändern. Nur in inverser Stellung würde das Wachstum herabgesetzt sein.

Frl. Zollikofer findet, daß nach einer Klinostatenrotation oder Zentrifugalreizung wohl Wachstumschwankungen auftreten. Bei der Besprechung meiner Resultate (Kapitel VI) komme ich auf ihre Arbeit noch zurück. Hier will ich nur betonen, daß sie nicht *während* sondern nur *nach* der Reizung ihre Messungen verrichten konnte. Dazu kommt noch, daß sie die Versuchspflanzen vor der

Reizung auf dem Klinostaten oder der Zentrifuge aufstellen mußte und sie nachher wieder in den Thermostaten zurückbrachte, was für ein regelmäßiges Wachstum recht störend sein kann.

Es gibt da ferner noch eine Frage, welche nur durch genaue Wachstumsmessungen auf dem Klinostaten entschieden werden kann: Wie bekannt, hat Czapek (16) die Theorie aufgestellt, daß die Schwerkraft auf der horizontalen Klinostatenachse gar nicht perzipiert würde, wenn nur die Umdrehungsgeschwindigkeit nicht zu klein wäre. Man hat immer diese Theorie für unwahrscheinlich gehalten, ohne daß schlagende Beweise gegeben sind, daß Czapek sich geirrt hat. Nur die genannten Versuche über Knotenstengel scheinen Czapek's Theorie zu widersprechen. Auch auf die Frage zur Klinostatentheorie wird noch näher eingegangen werden.

§ 10. Licht und Schwerkraft.

Schon während eines ganzen Jahrhunderts haben die Forscher sich beschäftigt mit der Frage, ob und inwieweit Licht und Schwerkraft zusammenarbeiten bei der Bestimmung der Lage eines Pflanzenteils. Später wurden die Untersuchungen in dieser Richtung übertragen auf das Gebiet der tropistischen Erscheinungen und hat man untersucht, ob es möglich sei, eine geotropische Reaktion durch eine entgegengesetzte phototropische zu unterdrücken, wobei immer die Frage gestellt wurde, ob es etwa Analogien, oder selbst Homologien gebe zwischen Geotropismus und Phototropismus Die recht komplizierten und scharf einander gegenübergesetzten Meinungen sind von v. Guttenberg (20) weitgehend diskutiert worden. Für die bis 1907 erschienene Literatur verweise ich auf seine Abhandlung. v. Guttenberg selbst hat versucht, die geotropische Krümmung bei Dauerreizung aufzuheben durch eine Dauerbelichtung, welche an sich eine entgegengesetzte Krümmungstendenz hervorrief. Für die untersuchten Pflanzen war die Lichtintensität welche diesen Effekt hervorrief, eine recht niedrige; für *Avena* z.B. 0,0475 HK. v. Guttenberg hat aber nur mit verschiedenen *Reizintensitäten* gearbeitet, ohne die *Reizdauer* in Betracht zu

ziehen, so daß die Daten seiner Arbeit nicht ohne weiteres brauchbar sind.

Frau Rutten-Pekelharing (31) hat versucht, unterschwellige geotropische Reizung mit unterschwelliger phototropischer zu summieren. Ihre negativen Resultate sind später von Bremekamp (11 u. 14) erklärt worden.

Clark (15) (l. c. S. 763) hat gefunden, daß allseitige Belichtung, welche auf eine geotropische Induktion folgte, die geotropische Reaktion, welche anfangs negativ war, später in eine positive ändern konnte. Dies trifft aber nicht zu für geotropische Induktionen mit weniger als 600 mgr. Sek. Er meint, diese Abänderung der Reaktion nicht in der Perzeption, sondern in der Reaktion selber finden zu müssen.

Krones (23) hat gefunden, daß die geotropische Präsentationszeit unter dem Einfluß allseitiger Vorbelichtung merklich verlängert wird. Diese Erscheinung soll, nach Krones, aber nicht auf Wachstumsänderungen zurückgeführt werden, denn diese hat er nicht nachweisen können. Wie er aber das Wachstum gemessen hat, wird nicht mitgeteilt.

Sperlich (39) hat eine Anzahl Daten geliefert, welche aber komplizierte Verhältnisse zwischen beiden Reizen betreffen und wobei verwickelte Prozesse in die Erscheinung treten.

Bremekamp (11 u. 14) hat zum ersten Male der schon längst bekannten Tatsache Rechnung getragen, daß die phototropische Reaktionszeit eine viel längere ist als die geotropische. Mit einer geeigneten Aufeinanderfolge der beiden Reizungen hat er die Summationserscheinungen erhalten, nach welchen Frau Rutten-Pekelharing vergebens gesucht hatte. Für die weitere Erklärung der tropistischen Erscheinungen durch Wachstumsvorgänge werden die von Bremekamp aufgedeckten Tatsachen ein wichtiges Material liefern können.

In dieser Arbeit müssen wir uns beschränken auf diese zwei prinzipiellen Fragen:

1. Wie verläuft eine Lichtwachstumsreaktion vor, während und nach einer Klinostatenrotation?

2. Ist es möglich etwa eine Schwerewachstumsreaktion durch eine Lichtwachstumsreaktion aufzuheben, oder wenigstens zu beeinflussen?

Wenn wir auf diese orientierenden Fragen eine Antwort bekommen, ist dadurch die Möglichkeit für weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete eröffnet, und ein Weg zu weiteren Forschungen gezeigt.

Kapitel III.

DAS WACHSTUM IM DUNKELN. — DIE GROSSE PERIODE.

§ 11. Allgemeine Versuchsbedingungen.

Schon Rothert (30) hat Ergebnisse mitgeteilt über das Wachstum von *Avena*-Koleoptilen und über den Einfluß äußerer Umstände auf das Wachstum. In jüngerer Zeit haben Vogt (42), Sierp 33—37), und Frl. Zollikofer (45) weitere Beiträge für unsere Kenntnis des Wachstums dieser Versuchspflanze geliefert. Aus allen diesen Untersuchungen geht hervor, daß nahezu jede Änderung der äußeren Verhältnisse das Wachstum mehr oder weniger beeinträchtigt, so daß man danach streben soll, die Temperatur, den Feuchtigkeitsgehalt usw., so konstant wie möglich zu halten. Die von mir benutzte Methode hat ungefragt einige Tatsachen geliefert, welche ich hier kurz erwähnen will.

a) Der Boden. Wie schon bemerkt wurde (siehe Seite 23) werden die gekeimten Samen in gesiebte Erde gebracht. Es kam einige Male vor, daß augenscheinlich normale Pflanzen, welche bei übrigens normaler Entwickelung kürzer waren, als man erwarten konnte, ein so herabgesetztes und unregelmäßiges Wachstum aufwiesen, daß sie für Versuche nicht verwendbar waren. Wenn man nachher diese Pflanzen einseitig belichtete, so erwies sich die Reaktionsfähigkeit auch stark herabgesetzt. Das Wurzelsystem war in diesen Fällen immer kümmerlich entwickelt. Hauptsächlich im Anfang meiner Versuche kamen solche Pflanzen vor. Ich meine die Ursache suchen zu müssen in dem Zufestandrücken der Erde, was ich anfangs tat, um etwaige Verschiebungen durch Erschütterungen zu vermeiden. Diese Furcht erwies sich alsbald unbegründet; seitdem die Erde nicht mehr so fest angedrückt wurde, haben derartige Erscheinungen sich äußerst selten gezeigt.

b) Feuchtigkeitszustand. Der Feuchtigkeitsgehalt der Erde

scheint nur in geringem Maße das Wachstum zu beeinflussen. Nur bekam ich den Eindruck, daß die Hypokotile infolge geringen Wassergehaltes des Bodens auszuwachsen anfangen und Nutationen in den Vordergrund rücken. Ebenso wie Sierp (33) (l. c. S. 12) für *Lepidium* eine starke Wachstumssteigerung nach dem Begießen gefunden hat, habe ich ein derartiges Verhalten bei *Avena* beobachtet. Auch ich war der Meinung Sierp's zugetan, daß die scheinbare Wachstumssteigerung nur physikalischen Prozessen im Boden zugeschrieben werden müßte und habe diese Meinung als richtig beweisen können. Ein gut mit Wasser durchtränktes hölzernes Koleoptil-Modell wurde in mäßig feuchter Erde eingepflanzt und auf das Auxanometer aufgestellt.

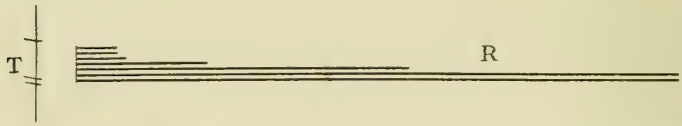


Fig. 7. Scheinbares Wachstum nach einer Begießung. Zeitsignal = 6 Min.

Nach einiger Zeit fing dieses Modell zu „wachsen" an, zuerst schnell, dann langsamer. Die ganze Längenzunahme betrug 80 μ und dauerte ungefähr 12 Minuten.

Ich habe darum immer 24 Stunden, bevor der Versuch angefangen wurde, das letztemal begossen. Die Luftfeuchtigkeit war so, daß die Verdunstung nur gering war und während des Versuchs war das Töpfchen allerdings nahezu ganz abgedeckt, wodurch die Verdunstung auf ein Minimum beschränkt war.

Die Untersuchungen Vogt's (42) und Walter's (43) haben klar gemacht, daß die Luftfeuchtigkeit für das Wachstum von sehr großer Bedeutung ist. Im Versuchszimmer war der relative Feuchtigkeitszustand bis auf 5 % konstant, d. h. er schwankte zwischen 65—70 %, dem höchsten Gehalt, der erreichbar war. Oberhalb der elektrischen Öfen, welche eine außerordentliche „trockene" Wärme abstrahlen, sind große platte Zinkgefäße mit Wasser angebracht worden und weiter strömt mittels einer Rieselvorrichtung, immer Wasser an einem 2 m langen herabhängenden Tuch entlang. Nichtsdesto-

weniger war der Luftfeuchtigkeitsgehalt auf nicht höher als 70% zu bringen; er sank aber auch nicht unter den genannten Wert herab.

c) Die Temperatur. Diese konnte im Versuchszimmer Tage hindurch konstant gehalten werden. Ein kontrollierender Thermograph zog eine vollkommen gerade Linie. Die auf S. 14 erwähnten Verbesserungen gewähren eine Temperaturkonstanz bis auf $^1/_{10}{}^0$. Der Einfluß stärkerer Temperaturschwankungen auf das Wachstum der *Avena*-Koleoptilen ist schon von Vogt (42) und Sierp (33) studiert worden. Noch abgesehen von plötzlichen starken Änderungen der Temperatur, hat es sich herausgestellt, daß auch eine bloße Inkonstanz der Temperatur schon sehr merklich das Wachstum beeinflußt. Das habe ich deutlich beobachtet in den wenigen Fällen, wo ich das Material nicht zuerst 24 Stunden in das Versuchszimmer gebracht hatte, sondern sofort nach der Überführung aus dem Gewächshause für den Versuch benutzte. Obgleich im Gewächshausdunkelzimmer mit seinen doppelten Wänden, die Temperatur sich nicht schnell ändert, macht der Einfluß der nicht konstanten Temperatur sich stundenlang merkbar in einem schwankenden Wachstumsverlauf.

Tabelle 4.

Einfluß nicht-konstanter Temperatur auf das Wachstum.
Wachstum in μ pro Minute. Zeitsignal 10 Min.

Vers.-Nr.	Temp.-Schwankung	1 Std.								
92	23°—21°3	12	12	10	8	9	12	13	12	8
155	18°—20°	18	14	12	9	9	9	10	9	10

Fortsetzung:

	2 Std.									3 Std.						4 Std.		
92	7	7	7	6	6	5	5	5	5	6	7	7	9	12	13
155	9	10	10	8	8	7	9	9	9	9	11	10	13	14	14

Fortsetzung:

	5 Std.					
92	13	14	14	15	20	21
155	14	14	15	15	16	17

d) Das rote Licht. Die Aufstellung der Pflanze wurde angestellt bei „schwachem" rotem Lichte (nach Frl. Zollikofer (45) S. 248, 0,4 HK.) Der kombinierte Einfluß der Aufstellung und des roten Lichtes äußerte sich in einer kleinen Wachstumshemmung, welche, bisweilen nach einigen Schwankungen, nach 1 bis 1½ Stunden vorüber war. Das Wachstum wurde dann ganz regelmäßig und eine Stunde später konnte der eigentliche Versuch anfangen. Nach der Aufstellung wurde das Zimmer nicht öfter als notwendig war betreten. Nur wenn ich für längere Zeit das Institut verließ, wurde zuvor die Stellung der Pflanze bei so wenig rotem Lichte, wie es mir möglich war, kontrolliert. Der Einfluß dieser Kontrollbelichtung war bisweilen nicht, bisweilen aber wohl merklich. Ich gebe nur ein Beispiel des letzteren Falles wieder.

Tabelle 5.

Einfluß roten Lichtes auf das Wachstum. Wachstum in μ pro Minute (Zeitsignal 10 Minuten). Bei ↑ rotes Licht.

Vers.-Nr.										1 Std.		
67	30	30	30	↑ 30	30	27	31	30	29	29	28	27
68	22	21	21	21	22	18	24	29	29	29	29	30

Im fünften Kapitel wird noch auf den Einfluß des roten Lichtes zurückgekommen werden.

e) Nutationen. Schon Rothert (30) (l. c. S. 27) erzählt uns, daß er nicht selten beobachtete, daß die Spitze eines *Avena*-Koleoptils in einer Stunde über 1 cm weit nutierte. Tatsächlich sind derartige Pflanzen nicht seltsam. Die stark nutierenden Individuen geraten bald unter der Kontaktvorrichtung hinweg und der Versuch stellt sich selbst ein. Nur mit sehr gutem Material kann man Versuche von 12 Stunden oder länger unternehmen; ja nicht selten ist die Versuchsdauer, sozusagen, unbeschränkt. Das ausgezeichnetste Material aber weist auch bisweilen eine kleine Nutation auf. Sobald eine Nutation auftritt, steht die Koleoptilenspitze nicht

länger wagerecht unter der Kontaktvorrichtung; so hat diese eine längere Strecke zurückzulegen, bevor wieder der Strom geschlossen wird. Es treten dann plötzlich längere Linien am Versuchsprotokoll auf; diese setzen uns instand, mit Gewißheit die Nutationen von anderen Wachstumsänderungen zu unterscheiden.

§ 12. Die große Wachstumsperiode.

Sogar wenn alle äußeren Verhältnisse vollkommen konstant sind, ist der Wachstumsverlauf der *Avena*-Koleoptile nicht geradlinig. Ein Faktor, offenbar autonomer Natur, verleiht dem Wachstum den charakteristischen Verlauf, der schon längst als die „große Periode" bekannt ist. Rothert (30) hat schon bei *Avena* diese große Periode beobachtet; mit Rücksicht auf den Zweck seiner Versuche hat er aber mehr die Verteilung des Wachstums im Koleoptil studiert. (l. c. S. 28). Er hat gefunden, daß die Zone des maximalen Wachstums, welche von der absoluten Länge unabhängig ist, 9 bis 12 mm unter der Koleoptilenspitze liegt.

Vogt (42) (l. c. S. 197 u. f.) hat die große Periode studiert durch 12-stündliche Längenbestimmungen einer großen Zahl Koleoptile. Aus seiner Tabelle (S. 198) läßt sich erstens ableiten, daß die große Periode vorüber ist, wenn die Pflanzen eine Länge von 30—43,3 mm (im Mittel 37 mm) erreicht haben. Zweitens läßt sich, allerdings nur sehr oberflächlich, berechnen, daß die Wachstumsgeschwindigkeit von Pflanzen von einer Länge, die sie für Versuche geeignet macht, vor der großen Periode stündlich im Mittel mit 1,65 μ pro Minute zunimmt.

Sierp (33 u. 36) hat die Lage der großen Periode durch halbstündliche mikroskopische Messungen der Längenzunahme bestimmt. Weil auch er aber nur das Wachstum pro Halbtag angibt, liefern seine genaueren Messungen keine weiteren Ergebnisse. Aus seiner Tabelle läßt sich eine stündliche Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit von ungefähr 1 μ pro Minute ableiten, für Pflanzen, welche die große Periode noch nicht erreicht haben.

Genauer ist das Wachstum „im Dunkeln" von Frl. Zollikofer (45) bestimmt worden, welche jede 3 Minuten die Längenzunahme

mittels des Horizontalmikroskops bei schwachem rotem Lichte bestimmt hat. Sie hat als durchschnittliche Wachstumszunahme 5 % pro Stunde gefunden; ihre Messungen jedoch hat sie nur während einiger Stunden verfolgen können.

Auf welchem Augenblick die große Periode in absoluter Finsternis erreicht wird ist noch nie bestimmt worden, ebensowenig wie sie erreicht wird und wie die Pflanze später wieder langsamer zu wachsen anfängt. Es schien mir von Interesse dies zu untersuchen. Zu diesem Zwecke wurde das Wachstum von Koleoptilen verschiedener Länge im Dunkeln bestimmt, auch einigemale während 12 Stunden und länger. Zehn Versuche von sehr langer Dauer wurden gemacht, wie aus folgender Tabelle hervorgeht:

Anzahl Pflanzen	Anfangslänge	Endlänge
5	18 mm	43 mm
3	20 —	40 —
2	25 —	47 —

Weiter wurden zahlreiche Daten benutzt aus Protokollen von Pflanzen verschiedener Länge, bevor diese Letzteren belichtet usw. wurden. Es ist nicht möglich, alle Daten wiederzugeben; ich beschränke mich auf eine Übersichtstabelle, welche die äußersten, stündigen Wachstumswerte pro Minute gibt. Aus den sämtlichen Werten wurde der Mittelwert berechnet. Letzterer wurde auf 1 μ so abgerundet, daß er am besten in die Kurve hineingetragen werden konnte.

Tabelle 6.

Wachstum im Dunkeln. a. Zeit in Stunden. b. Äußerste Werte und c. Mittelwert des Wachstums. Diese Zahlen sind die durchschnittlichen Wachstumswerte in μ pro Minute, berechnet aus den stündlichen Mittelwerten. Bei d. die durchschnittliche Länge des Koleoptils in mm.

a	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
b.	13	15	18	20	24	24	24	27	30	33
	7	6	10	10	11	14	22	20	22	23
c.	10	12	14	16	18	20	22	24	27	30
d.	20.3	21	21.8	22.7	23.8	25	26.3	27.6	29.1	30.9

Tabelle 6 (Fortsetzung).

a.	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
b.	32	32	33	31	31	27	27	24	22	20
	29	28	26	24	24	21	20	19	18	18
c.	31	31	30	29	28	26	24	22	20	18
d.	32.7	34.6	36.5	38.2	39.8	41.3	42.7	44	45.2	46.3

Aus dieser Tabelle 6 sind zwei Kurven konstruiert worden. Bei der einen ist die Zeit auf die Abszisse eingetragen, während das Wachstum pro Minute von den Ordinaten angegeben wird (Fig 8,A). Bei der zweiten Kurve (Fig. 8,B) ist bei denselben Ordinaten die Länge der Koleoptilen als Abszisse ausgesetzt.

Es hat sich erwiesen, daß bei den untersuchten Pflanzen das maximale Wachstum erreicht wird bei einer Länge von 31 bis 37 mm, durchschnittlich also bei einer Länge von 34 mm

Die stündliche Wachstumszunahme ist anfangs 2 μ pro Minute und wird kurz vor dem Maximum bis 3 μ gesteigert, um dann wieder auf 1 μ zu sinken. Das Maximum scheint einige Stunden anzuhalten, dann sinkt das Wachstum zuerst langsam, dann etwas schneller wieder herab. Da gewöhnlich Pflanzen, die länger als 40 mm waren, nicht mehr benutzt wurden, hatte es für diese Arbeit keinen Wert über noch längere Koleoptile die Versuche auszudehnen.

Die ziemlich große individuelle Verschiedenheit der Versuchspflanzen nimmt diesen Messungen den Anspruch auf vollkommene Richtigkeit. Doch werden die Resultate im allgemeinen den Wachstumsverlauf ungefähr wiedergeben. Es wird uns allerdings weiterhin möglich sein, mit ziemlich großer Gewißheit mit Hilfe dieser Daten zu berechnen, wie das Wachstum, das von äußeren Umständen stark geändert wurde, gewesen sein würde, wenn diese äußeren Bedingungen konstant gewesen wären.

Da Frl. Zollikofer nur mit kürzeren Koleoptilen und bei rotem Lichte arbeitete, scheint mir ihre Berechnung für nicht allzulange Versuche mit meinen Befunden ziemlich gut zu stimmen.

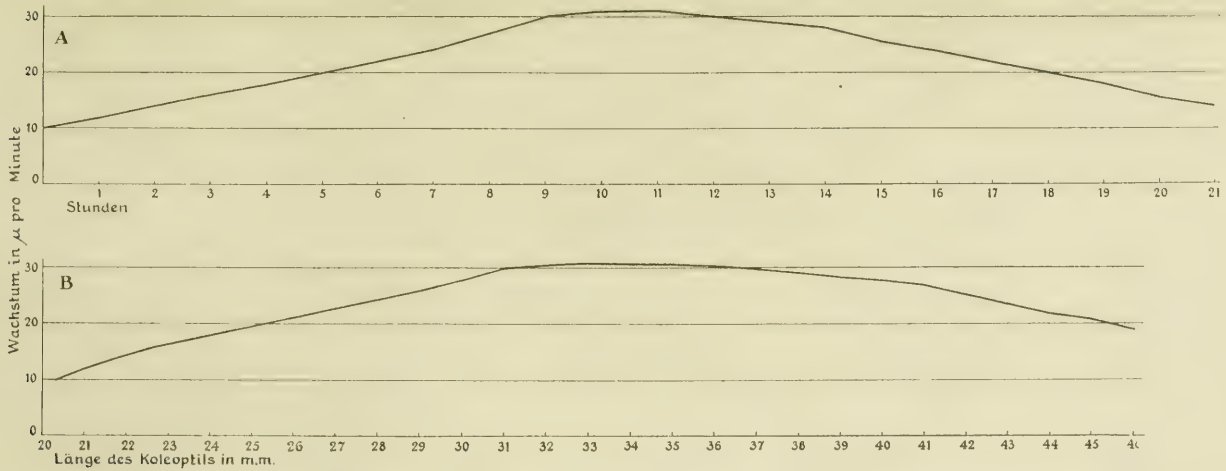


Fig. 8. Die große Periode. A) die Zeit in Stunden als Abszisse; B) die Koleoptilenlänge als Abszisse. Das Wachstum in μ pro Minute.

§ 13. Der Einfluß des ersten grünen Blattes.

Nebst der Lage der großen Periode, gibt es noch eine Frage, welche für die Kenntnis von *Avena* als Versuchsobjekt im allgemeinen und für die Wachstumsreaktionen im Besonderen von großem Interesse ist: nämlich der Einfluß des ersten grünen Blattes, welches vom Koleoptile eingehüllt wird. Rothert (30) S. 27, verdanken wir die Kenntnis, daß im Anfang das Koleoptil schneller wächst als das erste Blatt. Kurz bevor das Wachstum des Koleoptils sich aber einzustellen anfängt, fängt das erste Blatt an sehr schnell zu wachsen, um schließlich das Koleoptil zu durchbrechen. Dieser Augenblick und was ihm kurz vorausgeht, ist von Vogt (42) S. 268, genau beschrieben worden, soweit es sich allerdings makroskopisch verfolgen läßt.

Es ist nun einigemale geschehen, daß das Koleoptil während der Registrierung durchbrochen wurde. Tatsächlich geht dieser Vorgang sozusagen wie eine Explosion vor sich.

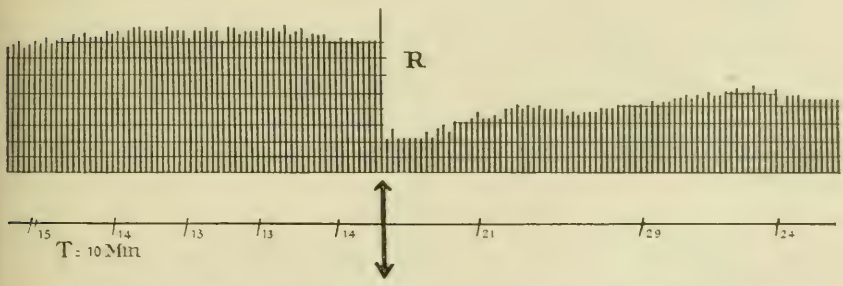


Fig. 9. Durchbrechung des Koleoptils. Zeitsignal: 10 Minuten.

Das Wachstum wird plötzlich in hohem Grade beschleunigt; man bekommt den Eindruck, daß im Koleoptile eine Spannung herrschte, welche in einem beschleunigten Wachstum des grünen Blattes einen Ausweg sucht (cf. Vogt, l. c.). Das Wachstum des ersten Blattes bleibt dann immer viel schneller als das Wachstum des Koleoptils am Ende war. Wegen dieser Spannung kommt es mir erwünscht vor, nicht zu alte Koleoptile für Versuche zu verwenden.

Die Tatsache, daß der Apparat imstande ist, das Wachstum des äußerst zarten ersten Blattes zu registrieren, dürfte den Leser mit der Anwendung mechanischen Kontaktes versöhnen; offenbar wird hierdurch nicht schroff in die Lebenstätigkeit der Pflanze eingegriffen.

Mit der Registrierung des Wachstums des ersten Blattes konnte noch eine zweite Frage entschieden werden. Denn obgleich Rothert (l. c. S. 27) schon gezeigt hat, daß das erste grüne Blatt keinen Phototropismus aufweist, und Vogt (l. c. S. 266) erwiesen hat, daß dieses Organ, wenn man das Koleoptil entfernt, auf geringe Lichtmengen weder Phototropismus, noch eine Wachstumsreaktion aufweist, gibt es dennoch Forscher, welche aus diesen Gründen *Avena* für kein geeignetes Versuchsobjekt halten. Sie gehen ja von der Annahme aus, daß das grüne Blatt lichtempfindlich ist und die Reaktion des Koleoptils beeinflussen kann.

Tatsächlich darf dieses Blatt bei einseitigen Belichtungen mit nicht einfarbigem Lichte die Ursache davon sein, daß die Hinterseite Licht einer anderen Zusammensetzung bekommt wie die Vorderseite. Daß aber eine von einer allseitigen Belichtung (wenn also die Absorption keine vorwiegende Rolle spielt) ausgelöste Lichtwachstumsreaktion nicht vom grünen Blatte beeinflußt werden kann, wird durch den folgenden Versuch erwiesen.

Tabelle 7.

Versuch Nr. 129. a. Dauerbelichtung des Koleoptils, und b. (18 Stunden später) des ersten grünen Blattes mit 90 MK während $1\frac{1}{2}$ Stunde. Wachstum in μ pro Minute (Zeitsignal 10 Minuten). Temp. 21°, 3.

							Licht!						1 Std.
a	11	13	12	12	13	13	↑	15	17	16	12	9	11
b.	23	23	25	25	23	24		22	23	22	22	24	25

Fortsetzung:

				Dunkel			2 Std.
a.	12	12	19	16	16	13	
b.	24	23	22	↓ 21	22	22	

Tabelle 7 bezieht sich auf einen Versuch, welcher 28 Stunden dauerte. Das Koleoptil wurde verschiedenen Belichtungen ausgesetzt u. a. der hier angegebenen Dauerbelichtung mit 90 MK während $1\frac{1}{2}$ Stunde. 14 Stunden nach dem Anfang dieser Belichtung wurde das Koleoptil durchbrochen und wieder 4 Stunden später wurde das erste Blatt derselben Dauerbelichtung ausgesetzt.

Aus diesem Versuch hat sich klar herausgestellt, daß sogar Dauerbelichtung mit 90 MK das Wachstum des ersten Blattes nicht beeinflußt.

Kapitel IV.

DAUERBELICHTUNG UND VERDUNKELUNG.

§ 14. Theoretisches.

Im zweiten Kapitel wurde die Frage der Dauerbelichtung und der Anpassung an bestimmte Lichtintensitäten diskutiert. Bisher hat man nur grobe Messungen des Wachstums angestellt für sehr lang anhaltende Dauerbelichtungen, während man die mikroskopischen Wachstumsmessungen bei *Avena* bei Dauerbelichtung noch niemals über eine so große Zeitstrecke ausgedehnt hat, daß man während der Belichtung ein wirklich konstantes Wachstum auftreten sah. Und doch hat man jüngst Schlußfolgerungen gemacht über die Wachstumswellen, welche man nach der Belichtung im Finsteren beobachtete.

In seiner in 1918 erschienenen Arbeit teilt Sierp (34) zum erstenmale mit, daß während einer, auf Dauerbelichtung während kürzerer oder längerer Zeiten folgenden, Finsternis eine so erhebliche Wachstumsbeschleunigung zutage tritt, daß er sich vorstellt, es gebe eine „Dunkelwachstumsreaktion", welche der Lichtwachstumsreaktion entgegengesetzt sei. Auch würde eine Intensitätsverringerung während der Belichtung eine Reaktion hervorrufen, welche derjenigen auf Intensitätserhöhung entgegengesetzt sein würde. Sierp zieht hieraus den Schluß, daß das Zurücklaufen einer phototropischen Krümmung, früher dem Autotropismus zugeschrieben, von der Dunkelwachstumsreaktion verursacht wird.

Diese Auffassung ist mit allen ihren Konsequenzen übernommen

worden von Van de Sande Bakhuyzen (2) (Kap. IV, S. 85); denn auch die Tatsache, daß man nach sehr kurz dauernden Belichtungen auf dem Klinostate die Krümmung zurückgehen sieht (cf. Arisz (1) § 11) wird von Van de Sande Bakhuyzen mit der Dunkelwachstumsreaktion in Beziehung gebracht. Letzterer stellt sich vor, daß die Lichtwachstumsreaktion sich aus zwei Prozessen zusammenstellt; die Wachstumsverzögerung, als Folge der Nachwirkung des Lichtes und zweitens die Wachstumsbeschleunigung, als Folge der auf der Belichtung folgenden Finsternis. Damit eine vollständige Geradestreckung der Pflanze daraus resultiere, ist die Annahme notwendig, daß die Wachstumsbeschleunigung um so erheblicher sein wird, je größer die vorangegangene Wachstumsverzögerung gewesen ist (l. c. S. 87). Bevor ich weiter auf meine Versuche eingehe, werden wir die äußerst wichtige theoretische Seite dieses Problems einmal ins Auge fassen.

Die Theorie der Dunkelwachstumsreaktion muß ja für den, vielen unklaren, Begriff „Autotropismus" an die Stelle treten und läßt sich etwa folgenderweise definieren: „Die Rückkehr aus einem, von geänderten äußeren Bedingungen bedingten Zustand in den früheren Gleichgewichtszustand, durch eine Reaktion, welche derjenigen, die zum Verlassen des Gleichgewichtszustandes führte, entgegengesetzt ist."

Diese Auffassung steht aber im Widerspruch mit der ursprünglichen Meinung Blaauw's (4—6), welcher die Verschiebung des Gleichgewichtes von der Belichtung bedingt achtet, als Folge eines photochemischen Prozesses. Kurze Belichtungen werden das Dunkelgleichgewicht für kürzere Zeit stören; die auftretenden Wachstumswellen werden schwanken um das alte Gleichgewicht und schließlich in ihm auslaufen, weil die Ursache der Gleichgewichtsstörung inzwischen selbst nicht mehr existiert.

Bei Belichtungen während genügender Zeit aber werden Schwankungen um eine neue Gleichgewichtslage auftreten; wenn diese zuletzt erreicht ist, ist das Wachstum der Pflanze an die bestrahlende Lichtintensität angepaßt. Für die benutzte Intensität ist der photochemische Prozeß dann abgelaufen; auch werden geringere Inten-

sitäten nicht aufs neue eine Reaktion hervorrufen können, was für höhere Intensitäten wohl möglich ist.

Betrachtet man nun die Finsternis als untere Grenze der Lichtintensitätsverringerung, dann muß auch diese keine Reaktion hervorrufen.

Van de Sande Bakhuyzen hat dieser Frage wichtige und interessante Erwägungen gewidmet (§ 17, S. 85 und § 19, S. 108). Er hat sich aber die Verhältnisse zu einfach vorgestellt. Die Lichtwachstumsreaktion ist tatsächlich viel mehr verwickelt, als sich aus seinen Berechnungen folgern läßt und seine Erklärung des Autotropismus wird sich im folgenden als unrichtig erweisen. Es ist besser, im alten Begriff des Autotropismus zu beharren, welcher sagt, daß der Organismus Lage und Gestalt anstrebt, welche er ohne die Einwirkung äußerer Verhältnisänderungen erhalten hätte; besser, als eine unrichtige Vorstellung anzunehmen, welche zwar die Begriffe vereinfacht, aber zugleich mit den Tatsachen in Widerspruch kommt.

Inzwischen hat Sierp (37) seine Forschungen fortgesetzt und auch von Tollenaar und Blaauw (41) erschien eine Arbeit, worin die Existenz einer Dunkelwachstumsreaktion scheinbar erwiesen ist

Das Problem ist für die Schwerkraftversuche von so großer Bedeutung, daß auch ich Versuche in dieser Richtung angestellt habe. Diese werde ich im nächsten Paragraphen besprechen, um nachher die Mitteilungen aus der Literatur weiter zu diskutieren.

§ 15. Wachstumsmessungen bei und nach Dauerbelichtung.

Die untenstehenden Tabellen beziehen sich auf Wachstumsregistrierungen von *Avena* während und nach 2-,3-,4- und 5-stündigen Belichtungen mit 90 MK. Die Temperatur war 21°3; nur für die Versuche 143, 144, 145 und 148 war sie 20°. Die Zahlen beziehen sich auf das Wachstum pro 10 Minuten und sind aufgegeben worden in μ pro Minute.

Tabelle 8.

2-stündige Dauerbelichtung mit 90 MK. Wachstum in μ pro Minute (Zeitsignal 10 Min.). Temp. 21° 3. Bei ↑ Licht, bei ↓ Dunkel

Vers.-Nr.	Länge des Koleoptils	1 Std.						2 Std.					
107	30 mm	23	24	26	25	25	25	25	26	17	13	13	18
129	23 „	14	13	11	12	12	14	15	17	16	12	9	11
130	29 „	19	20	20	20	19	21	21	21	18	13	20	21
132	24 „	17	16	16	16	16	18	20	20	22	14	9	10
Durchschnitt	26 mm	18.2	18.2	18.2	18.2	18	19.5	20.2	21	18.2	13	12.6	15

Vers.-Nr.	Fortsetzung						3 Std.						4 Std.
107	18	17	15	16	19	21	20	22	21	20	20	20
129	12	12	11	13	12	19	16	13	15	21	20	18
130	21	18	16	18	19	20	22	23	26	24	20	17
132	16	18	17	16	17	17	17	18	19	16	15	15
Durchschnitt	16.6	16.2	14.6	12.8	17	19.2	18.8	19	20.2	20.2	18.5	17,5

Vers.-Nr.	Fortsetzung						5 Std.	
107	20	20	20	20	20	20	20	20
129	16	13	14	18	16	16	16	16
130	16	18	18	18	18	17	18	17
132	16	16	16	16	16	16	16	16
Durchschnitt	17	16.8	17	18	17.5	17.2	17.5	17.2

Tabelle 9.

3-stündige Dauerbelichtung mit 90 MK. Wachstum in μ pro Minute (Zeitsignal 10 Min.). Temp. 21° 3. Bei ⇧ Licht, bei ⇩ Dunkel.

Vers. Nr.	Länge des Koleoptils	1 Std.						2 Std.					
80	16 mm	15	15	14	15	17	17	18	19	17	17	16	19
103	31 „	24	24	24	23	23	24	27	22	14	13	17	21
104	29 „	16	16	15	15	16	15	15	17	10	8	7	17
110	26 „	25	25	26	26	24	24	24	25	24	17	17	18
113	26 „	15	14	12	12	12	11	11	11	8	8	8	9
134	28 „	26	25	25	26	25	25	24	26	18	13	11	13
Durchschnitt	26 mm	19.8	19.8	19.4	19.6	19.6	19.6	19.8	20	15	12.5	12.5	12.6

Vers. Nr.	Fortsetzung 3 Std.						4 Std.						5 Std.					
80	24	23	19	18	17	20	22	20	20	20	21	21	23	23	25	26	25	21
103	17	16	17	19	19	19	19	18	17	16	15	15	15	16	21	22	22	22
104	21	16	13	10	10	15	17	17	15	15	16	16	16	17	18	18	14	15
110	20	17	17	18	19	18	18	18	19	19	20	21	20	21	23	23	22	18
113	13	13	9	11	11	9	8	8	9	11	11	11	10	11	14	12	11	12
134	15	16	13	15	20	24	19	16	19	23	21	22	22	22	21	19	20	21
Durchschnitt	18.4	16.8	14.6	15.2	16.2	17.3	17.2	16.2	16.5	16.8	17.4	17.2	17.2	18.4	20.4	20	19	18.2

Vers. Nr.	Fortsetzung 6 Std.						7 Std.					
80	21	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20
103	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19
104	17	17	16	19	17	17	17	17	17	17	17	17
110	17	16	15	16	16	13	14	14	15	16	16	15
113	11	11	12	12	12	12	12	13	12	12	12	13
134	22	22	21	19	20	21	21	21	21	21	21	21
Durchschnitt	17.8	17.4	17.2	17.8	17.4	17	17.2	17.4	17.4	17.4	17.4	17.4

Tabelle 10.

4-stündige Dauerbelichtung mit 90 MK. Wachstum in μ pro Minute. (Zeitsignal 10 Min.). Temp. 21° 3. Bei ↑ Licht, bei ↓ Dunkel.

Vers. Nr.	Länge des Koleoptils							1 Std.					2 Std.
71	22 mm	20	20	20	20	20	20	21	22	19	13	10	8
81	31 „	18	19	21	22	23	24	23	21	15	11	10	9
88	26 „	24	23	23	24	22	22	23	20	14	9	8	11
92	29 „	16	16	18	17	16	17	17	17	15	8	7	4
137	20 „	16	16	16	15	16	15	16	17	15	10	7	9
138	29 „	14	14	15	16	15	17	16	16	12	6	8	14
Durchschnitt	26 mm	18	18	19	19	19	19	19.5	19	15	9.5	8.4	9

Vers-Nr.	Fortsetzung						3 Std.					4 Std.
71	10	13	14	11	9	7	11	13	9	8	13	14
81	16	15	14	11	9	11	13	15	15	14	15	15
88	15	16	10	11	15	15	15	15	11	13	10	9
92	4	5	11	15	14	11	11	12	15	14	10	9
137	7	11	10	15	15	12	13	18	21	19	18	19
138	14	13	11	15	21	20	17	17	23	24	16	17
Durchschnitt	9	12	11.6	13	14	12.5	13.4	15	15.8	15.4	13.8	13.8

Vers. Nr.	Fortsetzung						5 Std.					6 Std.
71	14	10	11	12	15	12	10	11	15	13	11	11
81	18	17	15	15	16	19	18	17	20	24	20	17
88	9	9	9	7	8	7	9	14	14	9	8	9
92	9	15	16	14	16	17	19	20	21	18	15	13
137	18	17	22	19	19	19	19	21	22	21	20	22
138	29	29	24	21	29	30	30	29	24	27	27	25
Durchschnitt	16	16	16	14.8	16.8	17.4	17.4	19	19.4	19	17	16.2

Tabelle 10 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung						7 Std.					8 Std.
71	11	11	12	11	11	10	10	9	10	10	10	9
81	17	15	18	17	15	16	18	15	12	13	14	17
88	8	7	7	8	8	6	7	6	7	6	6	7
92	15	16	16	16	15	16	15	16	16	16	16	16
137	18	19	19	22	19	17	16	17	17	16	16	16
138	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27	27
Durchschnitt	16	16	16.5	17	16	15.4	15.4	15	15	14.8	15	15

Tabelle 11.

5-stündige Dauerbelichtung mit 90 MK. Wachstum in μ pro Minute (Zeitsignal 10 Min.). Temp. für Nr. 95 und 109 21°3, für die anderen Versuche 20°. Bei ⇑ Licht, bei ⇓ Dunkel.

Vers. Nr.	Länge des Koleoptils						1 Std.						2 Std.
95	23 mm	13	14	14	13	13	11	10	8	6	5	4	4
109	20 „	14	13	13	16	16	14	14	13	12	8	6	6
143	20 „	12	11	12	10	11	12	12	10	7	5	5	9
144	22 „	13	14	12	12	13	14	13	11	8	8	11	11
145	26 „	14	14	16	19	20	19	18	17	12	9	12	15
148	22 „	16	18	17	15	16	16	19	20	14	10	14	19
Durchschnitt	22 mm	13.6	14	14	14.4	14.8	14.4	14.4	13.2	9.8	7.5	8	9

Vers.-Nr.	Fortsetzung						3 Std.					4 Std.
95	8	8	10	8	5	6	7	4	6	6	7	8
109	7	11	14	14	13	13	12	11	14	15	13	12
143	12	10	7	6	6	10	11	10	12	11	10	11
144	10	9	7	8	9	8	9	10	15	11	13	15
145	14	15	14	14	17	17	18	19	18	17	23	20
148	17	14	12	12	13	14	14	14	14	16	17	19
Durchschnitt	11.2	11.2	10.8	10.4	10.5	11.4	11.4	11.2	13.2	12.5	13.8	14

Tabelle 11 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung					5 Std.						6 Std.
95	7	8	8	9	8	9	12	17	13	12	9	8
109	13	12	12	11	12	12	13	13	14	12	14	15
143	13	17	15	15	18	18	17	14	10	17	20	20
144	13	12	10	9	8	9	9	10	10	10	8	5
145	21	18	17	17	19	23	23	21	23	23	21	21
148	21	17	19	17	17	17	18	22	19	16	16	14
Durchschnitt	14.8	14	13.5	13	14	14.8	15.4	16.2	14.8	15	14.6	13.8

Vers.-Nr.	Fortsetzung					7 Std.						8 Std.
95	5	5	5	7	9	10	9	7	5	6	6	6
109	14	14	15	14	11	14	14	14	13	14	16	14
143	20	16	15	16	19	20	18	17	17	18	17	16
144	5	5	9	16	11	12	10	10	11	11	13	12
145	21	18	20	19	20	21	20	20	21	20	20	20
148	15	16	21	20	21	19	18	17	16	17	18	17
Durchschnitt	13.4	12.4	14.2	15	15	16	15	14.2	13.8	14.6	15	14.1

Vers.-Nr.	Fortsetzung					9 Std.						10 Std.
95	6	6	6	6	6	6	6	7	6	6	6	6
109	14	14	15	15	15	15	14	13	15	14	14	14
143	14	17	20	19	18	15	13	14	16	15	13	15
144	12	12	10	9	8	9	9	9	9	9	9	9
145	20	19	18	20	20	20	21	19	18	20	20	20
148	17	18	19	19	17	17	18	16	17	17	17	17
Durchschnitt	13.8	14.4	14.8	14.8	14	13.8	13.6	13	13.5	13.8	13.2	13.5

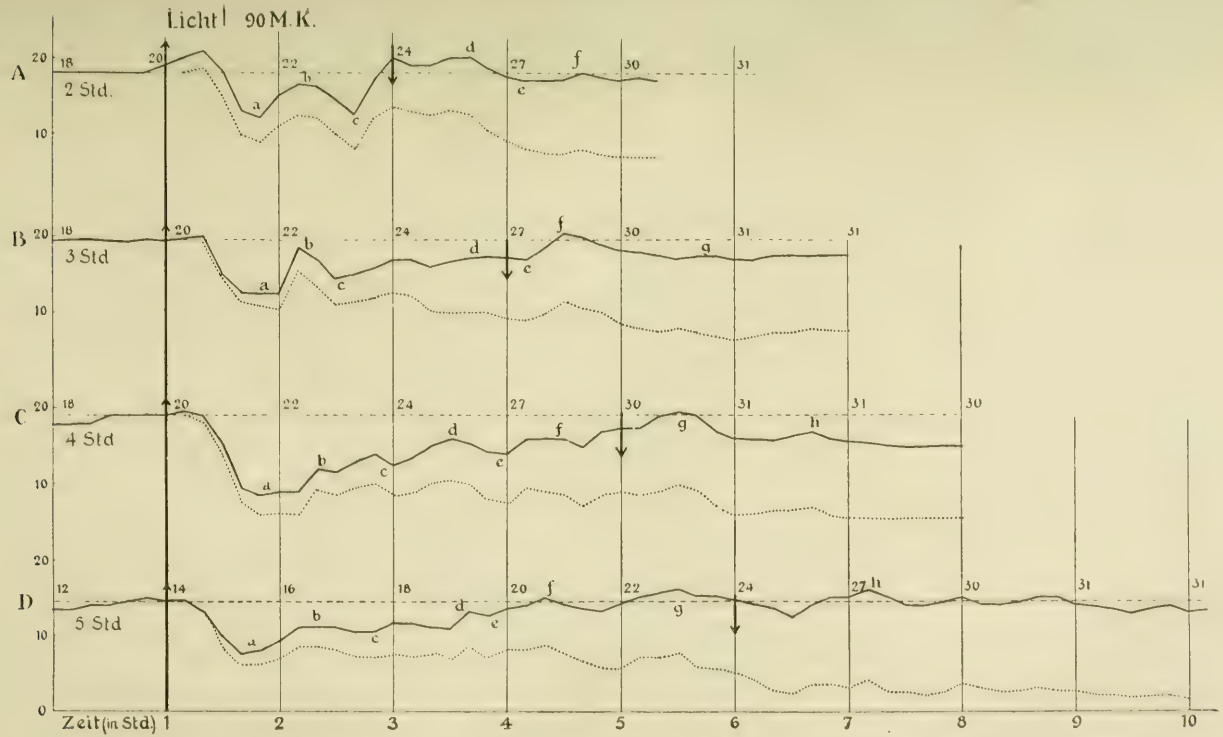


Fig. 10. Das Wachstum bei und nach Dauerbelichtung. A 2-, B 3-, C 4-, D 5-stündige Belichtung mit 90 MK.

Bei ↑ Licht, bei ↓ Dunkel.

Die Resultate lassen sich noch besser in den graphischen Darstellungen wiedergeben. (Fig. 10, nebenstehend).

Die ausgezogenen Linien beziehen sich auf die Mittelwerte der Versuchsreihen. Weil aber die Versuchsdauer erheblich ist, ist es notwendig, die große Wachstumsperiode zu berücksichtigen. Die darauf umgerechneten Kurven sind punktiert worden.

Zur Elektrizitätsersparnis mußte während der letzten Versuchsreihe die Temperatur um 1,3° erniedrigt werden. Um sicher zu sein, daß die Wachstumsgeschwindigkeit und damit die Lage der großen Periode sich nicht geändert hatte, wurden einige Kontrollmessungen im Dunkeln vorgenommen, welche aber keinen merklichen Einfluß zutage brachten.

Um die punktierten Kurven zu konstruieren, ist ausgegangen worden von der Mittellänge der Koleoptile im Anfang der Versuche. Dann wurde berechnet, nach wieviel Zeit diese Pflanzen ihr maximales Wachstum erreicht haben würden. Von diesem Punkte aus wurden die im dritten Kapitel ermittelten Werte für das Dunkelwachstum nach links und nach rechts eingetragen. Von diesen Werten wurden die Werte aus den Tabellen 8—11 abgezogen und nach den Differenzen wurden die Kurven konstruiert. Die gerade, gestrichelte Linie stellt also das Dunkelwachstum dar, wobei die große Periode eliminiert worden ist. Die absoluten Werte auf dieser Linie ändern sich demnach fortwährend; sie sind für jede Stunde mit Ziffern eingetragen. Es ist zwar sehr fraglich, ob derartige Umrechnungen erlaubt sind. Wir können sie anstellen, um das Wachstum während einer Belichtung und während der darauffolgenden Finsternis mit dem Dunkelwachstum vergleichen zu können. Weil aber das Wachstum im Lichte und dadurch auch die Lage der großen Periode geändert ist, können die Berechnungen keinen absoluten Wert beanspruchen. Es stellte sich auch heraus, daß die während einiger Stunden belichteten Koleoptile eine viel kürzere Endlänge erreichten, als die Dunkelpflanzen. Diese Tatsache ist schon von Rothert (30) S. 10, erwähnt und genauer von Vogt (42) und Sierp (33, 36) beschrieben worden. Die letzteren geben sehr interessante Versuche und Erwägungen über den Einfluß anhaltender Dauerbelichtung auf die Lage der großen Periode; für unser Ziel sind ihre Ergebnisse aber nicht verwendbar, weil die Belichtungsdauer in meinen Versuchen zu gering und die Belichtungsweise eine andere ist.

Aus meinen Versuchen hat sich erstens herausgestellt, daß selbst nach einer 5-stündigen Belichtung das Wachstum noch nicht völlig konstant geworden ist, d. h. daß die Anpassung noch nicht in jeder Hinsicht

vollzogen ist. Längere auf diese Weise hergestellte Belichtungen sind aber bei meiner Versuchsanstellung nahezu ausgeschlossen, da die geringste Abweichung der Koleoptilen-Spitze zu ungleicher Belichtung und demgemäß schließlich zu Krümmungen führt.

Wenn man nach einer 5-stündigen Belichtung (Fig. 10, D) die Pflanze wieder ins Dunkel zurückbringt, tritt weiter keine Reaktion auf, welche der von der Belichtung hervorgerufenen entgegengesetzt ist. Wenn man die verschiedenen Lichtwachstumskurven betrachtet, fällt es auf, wie ungefähr zu gleichen Zeiten in allen Kurven Hebungen und Senkungen auftreten.

Ich habe die verschiedenen Wellen mit Buchstaben (a-h) angedeutet. Das große Wellental **a**, welchem bisweilen eine geringe Hebung vorabgeht, fällt immer 40 bis 50 Minuten nach dem Anfang der Belichtung. Wenn man nun nach 4-stündiger Belichtung Finsternis eintreten läßt, tritt scheinbar ein Gipfel hervor. In Kurve **D** tritt aber zu gleicher Zeit während der Belichtung auch diese Hebung auf. Die Kurve **B** weist nach 3-stündiger Belichtung eine kleine Beschleunigung auf, welche mit dem Gipfel **f** der Kurven **C** und **D** zusammenfällt. Nach 2-stündiger Belichtung (Kurve **A**) kommt eine Schwankung zutage, welche merkwürdigerweise zusammenfällt mit Welle **d**, welche insbesondere in Kurve **C** schön auftritt.

Im Dunkeln setzen sich die vom Licht erzeugten Wachstumsschwankungen fort; die Wellen werden immer flacher, bis das Wachstum einen konstanten Wert erreicht hat.

Nach einiger Zeit wird bisweilen das Wachstum wieder ein wenig gesteigert; diese Steigerung ist aber meistens relativ, denn bei der 4- und 5-stündigen Belichtung wurde die große Periode schon während der Belichtung erreicht, so daß das Wachstum tatsächlich sich etwas verringerte.

Diese Versuchsresultate stimmen nicht mit den Erwägungen, welche Van de Sande Bakhuyzen (2) Seite 116, über die Anpassungserscheinungen gibt. Erstens hat er die für die Anpassung nötige Zeit viel zu kurz gewählt (d. h. 20 Minuten). Zweitens meint

er aus seinen Erwägungen schließen zu können, „daß auch nach Belichtungen, welche länger als 20 Minuten anhalten, der Effekt (der Belichtung) keinen konstanten Wert erreicht" und schließlich: „das Licht bleibt immer als Reiz wirksam, weil die Wachstumshemmung immer zunimmt, auch wenn die Pflanze angepaßt worden ist."

Grafe (19) S. 331, hat, anknüpfend an die Theorien von Van de Sande Bakhuyzen, diese Prozesse bei den „gekuppelten Lichtreaktionen" eingereiht. Die Erwägungen, welche ihn veranlaßt haben, sie zu gleicher Zeit „pseudoreversible Lichtreaktionen" zu nennen, sind, obgleich interessant, rein hypothetisch und mit den mitgeteilten Tatsachen im Widerspruch. Vielmehr entsteht während der Belichtung eine Art Gleichgewicht, wobei zu jeder angewandten Lichtintensität ein bestimmter Anpassungsgrad gehört.

Obgleich die Wachstumsgeschwindigkeit von der Dauerbelichtung erheblich herabgesetzt wurde, ist, wie gesagt, das Wachstum nach der Belichtung nicht fixiert. Die Wachstumsgeschwindigkeit steigt aber niemals zum ursprünglichen Dunkelwert. Die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit aber kehrt nach der Belichtung, wie unten gezeigt werden soll, wieder zurück. Von Van de Sande Bakhuyzen wurde die Lichtempfindlichkeit in eine zu enge Beziehung mit der Wachstumsgeschwindigkeit gebracht; darauf komme ich noch zurück. Ich bin jetzt bei der Besprechung der letzten Arbeit Sierp's (37) angelangt, worin dieser einen Abschnitt (S. 145) dem Einfluß der auf Belichtung folgenden, oder damit abwechselnden Finsternis widmet. Auffallend ist, daß das Wachstum der Pflanzen Sierp's im Allgemeinen viel langsamer ist als bei Vogt (42), Frl. Zollikofer (45) und mir. Auch sind die von ihm gefundenen Wachstumswerte vor der Belichtung nicht sehr konstant. Diese Tatsachen können vielleicht erklärt werden durch den Umstand, daß Sierp mit einer anderen Haferrasse gearbeitet hat, und auch durch die Temperaturverhältnisse, welche nicht angegeben werden.

Am besten ist Sierp's Tabelle auf S. 148 mit den Ergebnissen meiner Versuche vergleichbar, weil dort von zwei antagonistischen Seiten und nicht von oben her belichtet wird. Die Pflanzen wurden

während verschieden langer Zeit mit 100 MK belichtet und der Einfluß der darauffolgenden Finsternis wurde beobachtet. Auch hier sind die Zahlen viel unregelmäßiger als die meinigen. Das erste Minimum tritt nach 40—70 Minuten ein. Die darauffolgende Förderung ist viel erheblicher als diejenige meiner Versuche, die meistens unter dem Dunkelwert bleibt. Letzteres liegt vielleicht daran, daß Sierp's Pflanzen mit 2× 100 MK und die meinigen mit 3× 90 MK bestrahlt wurden. Weiter wird von Sierp die Lage der großen Periode nicht berücksichtigt, welche speziell für langandauernde Versuche nicht ohne Einfluß ist.

Es ist in Sierp's Tabelle sofort einleuchtend, daß die Verdunkelung stattfindet, wenn das Wachstum noch keineswegs konstant geworden ist. So tritt beim Versuch 1 die Verdunkelung ein, wenn eben das erste Minimum noch keineswegs erreicht ist. Sierp selber sagt, daß es nicht leicht zu entscheiden ist, welche Wachstumsänderungen auf das Licht und welche auf das Dunkel zurückzuführen sind. Diese Schwierigkeit kann man nur umgehen, wenn man ein während der Belichtung völlig konstant gewordenes Wachstum abwartet.

Meines Erachtens sind die von Sierp festgestellten und in Tabelle 21 (S. 146) und 22 (S. 148) veröffentlichten Wachstumsschwankungen nur auf die Nachwirkung des Lichtes zurückzuführen. Wenn man die Zahlen der beiden letzten Versuche von Tabelle 22 von Sierp miteinander vergleicht, so bekommt man:

Tabelle 12.

Aus Tabelle 22 von Sierp. Dauerbelichtung mit 100 MK. a. während 2 Stunden, b. während 2 Stunden 50 Min. Wachstum in μ pro 10 Minuten; bei ↑ Licht, bei ↓ Dunkel.

							1 Std.						
a.	100	↑	94	90	79	*60*	69	**100**	96	78	66	44	*38*	52 ↓
b.	100		103	96	86	84	*78*	92	76	103	92	92	82	*64*
Fortsetzung							3 Std.						
a.			66	107	109	**166**	143	126	95	*73*	**160**	149	
b.			115	132	**158**	110	144 ↓	*110*	117	148	**162**	131	

Die von Sierp selbst angegebenen Maxima (**Fett**) und Minima (*Kursiv*) treten ganz unabhängig von dem Augenblick der Verdunkelung gleichzeitig in die Erscheinung.

Dieses Beispiel spricht am meisten für meine Auffassung: man kann aber aus jeder Tabelle Sierp's die ziemlich stark schwankenden Werte auf diese Weise interpretieren.

Wenn unsere Anschauungen über die Anpassungserscheinungen im zweiten Kapitel richtig sind und die Lichtintensität ein „limiting factor" für den Lichtwachstumsprozeß darstellen kann, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß die Anpassung an eine hohe Lichtintensität in kürzerer Zeit stattfindet, als diejenige an eine niedrige Intensität. Wir haben gefunden, daß die Anpassung an 90 MK in 5 Stunden kaum erreicht war, für die Anpassung an 25 MK würde nach dem obenstehenden noch längere Zeit nötig sein. Mit diesem Vorbehalt muß man die Tabelle 23 (S. 150) Sierp's betrachten, um so mehr, weil die Wachstumswerte während der Belichtung nicht angegeben sind. Sierp meint in diesen Versuchen auch nach der ersten im Dunkeln auftretenden Wachstumsförderung noch weitere Schwankungen zu sehen, während doch die Zahlen untereinander nicht mehr verschieden sind, als z. B. diejenigen, welche er in der Tabelle auf S. 126 vor der Belichtung gefunden hat.

Aus demselben Grunde beweist meines Erachtens Tabelle 52 (S. 153) nicht, daß die kurze Verdunkelung für die auftretenden Wachstumswellen verantwortlich ist. Wenn hier erwiesen wäre, daß das Wachstum während der Vorbelichtung konstant geworden war, so würde die Auffassung Sierp's richtig sein können. Daß seine Resultate nach einer längeren Dunkelperiode jetzt auch auf andere Weise erklärt werden können, werde ich unten zeigen.

Sierp's Erklärung für die Tatsache, „daß Keimlinge, die vom Anfang an sich im Lichte entwickelt hatten, keine Dunkelwachstumsreaktion nach der ersten Verdunkelung zeigten," (S. 150), liegt schließlich viel weniger auf der Hand, als diejenige, daß man hier mit einer völligen Anpassung zu tun hat, so daß im Dunkeln keine nachträglichen Wachstumsschwankungen auftreten.

Blaauw und Tollenaar (41) haben jüngst die Existenz einer Dunkelwachstumsreaktion für *Phycomyces* verteidigt. Weil es sich hier um ein anderes Objekt handelt, scheint es mir besser, ihre Versuche nicht zu diskutieren, um so mehr, weil überhaupt keine Zahlen angegeben und die Resultate nur in schematischen Kurven wiedergegeben sind. Wenn wir aber diese Kurven mit denjenigen aus früheren Arbeiten Blaauw's (4 u. 6) vergleichen, dann halten in den letzteren die infolge der Belichtung auftretenden Schwankungen viel längere Zeit an, als in den Kurven der jüngsten Arbeit. Dieser Umstand macht mir die Richtigkeit der Erklärung der nach einer Dauerbelichtung auftretenden Wachstumshemmung zweifelhaft.

§ 16. Krümmungsversuche.

Nicht nur Blaauw und Tollenaar, sondern auch Sierp sind der Meinung, daß — nach Blaauw's ursprünglicher Theorie — eine phototropische Krümmung von einer ungleichen Lichtwachstumsreaktion der Vorder- und Hinterseite des belichteten Organs verursacht wird. Um diese Frage weiter zu entscheiden und auch um meine Auffassung über die Anpassungserscheinungen auf ihre Richtigkeit zu prüfen, habe ich einige von jedem leicht zu wiederholenden Versuche angestellt.

Was soll nämlich geschehen, wenn man vorher mit einseitiger Dauerbelichtung belichtete Pflanzen auf dem Klinostaten einer allseitigen Dauerbelichtung aussetzt? Während der einseitigen Vorbelichtung bekommt die Vorderseite viel mehr Licht als die Hinterseite und soll darum eine stärkere Lichtwachstumsreaktion aufweisen. Während der allseitigen Nachbelichtung aber wird nach genügend langer Zeit die frühere Hinterseite ebensogut wie die Vorderseite der bestrahlenden Lichtintensität angepaßt werden; die sämtliche Wachstumshemmung der Hinterseite wird dann derjenigen der Vorderseite gleich geworden sein. Wenn die Blaauwsche Theorie zutrifft, muß in diesem Augenblicke die Krümmung verschwunden sein. Tatsächlich hat der Versuch dieses mit überraschender Gewißheit gezeigt.

Zwei Versuchsreihen wurden nacheinander angestellt. Bei beiden

wurde während 2 Stunden einseitig mit 90 MK belichtet. Nach dieser Zeit war schon eine deutliche Krümmung merklich (siehe Fig. 11 A u. C).

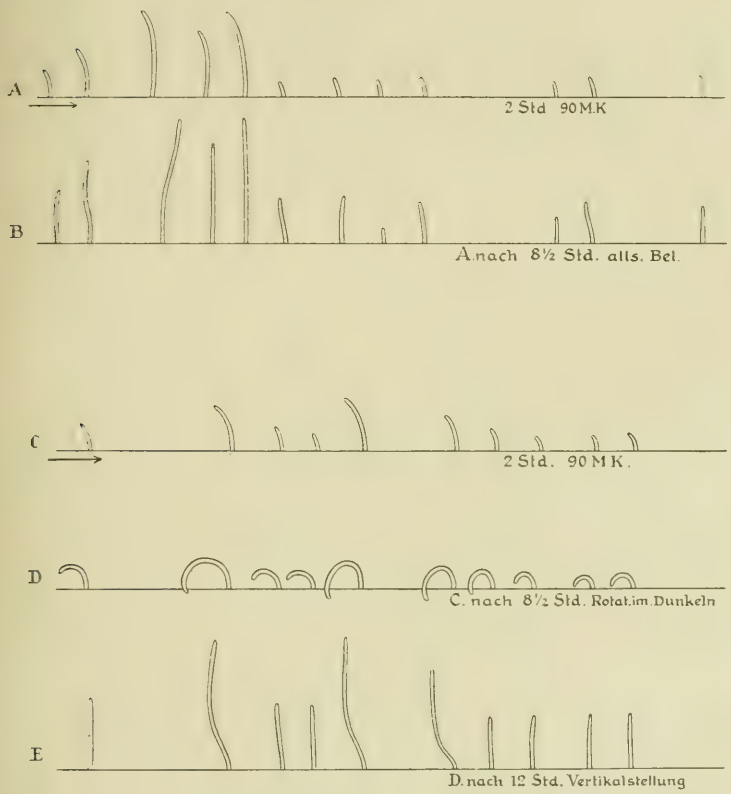


Fig. 11. A und C sind die während 2 Stunden mit 90 MK einseitig belichteten Pflanzen. B sind die Pflanzen von A, nach einer $8\,^1/_2$-stündigen allseitigen Belichtung mit $90 : \pi$ MK. D die Pflanzen von C nach $8\,^1/_2$-stündiger Klinostatenrotation im Dunkeln, E dieselben, nach 12-stündigem Aufenthalt in der Vertikallage. Die Krümmungen sind von der Schwerkraft ausgeglichen worden.

Die Pflanzen der einen Versuchsreihe wurden nach der einseitigen Belichtung auf die horizontale Klinostatenachse angebracht; das Ende der Achse wurde mit 90 MK bestrahlt. Durch die

Rotation wurden die Pflanzen allseitig belichtet. Die Pflanzen dieser Versuchsreihe waren in kurze Behälter (10×3×3 cm) eingepflanzt, damit nicht infolge der ungleichen Abstände von der Lichtquelle in den äußersten Lagen, Krümmungen induziert werden konnten. Der Fehler war hierdurch genügend beseitigt, denn nicht vorbelichteten Kontrollpflanzen, welche in einem 20 cm langen Behälter mitrotierten, wiesen nach Ablauf des Versuchs nur in den äußersten Ecken des Behälters schwache Krümmungen auf.

Wiederholt wurden die Pflanzen beobachtet. Während der ersten 1½ Stunde nahmen die Krümmungen noch etwas zu; später wurden sie langsam aber deutlich ausgeglichen. Einzelne Pflanzen waren nach 6 Stunden schwach negativ gekrümmt; andere hatten sich noch nicht ganz gerade gestreckt; bei den meisten aber war die Krümmung verschwunden. Nach 8½ Stunde war bei allen Koleoptilen die letzte Spur einer Krümmung verschwunden (Fig. 11 B.).

Wenn nun eine Dunkelwachstumsreaktion auftreten würde, muß auch umgekehrt, wie Van de Sande Bakhuyzen (siehe S. 49) auseinandergesetzt hat, nach der einseitigen Dauerbelichtung, ein Zurückgehen der Krümmung von der Dunkelwachstumsreaktion verursacht werden. Deshalb wurden die Pflanzen der zweiten Versuchsreihe nach der Vorbelichtung auf der Klinostatenachse im Dunkeln rotiert. Würde jetzt eine Dunkelwachstumsreaktion eintreten, so müßten nach einiger Zeit die Krümmungen ebenfalls zurückgehen, um schließlich ausgeglichen zu werden. Die Krümmungen wuchsen hingegen energisch heran. Schon nach 5 Stunden waren alle Koleoptile im Halbkreis gekrümmt. Nach 8½ Stunden wurden die sehr starken Krümmungen aufgenommen (Fig. 11, D). Dann wurden die Pflanzen im Dunkeln vertikal gestellt; 12 Stunden später waren alle, offenbar noch nicht fixierten, Krümmungen durch die Einwirkung der Schwere (Fig. 11, E) verschwunden, mit Ausnahme einiger Krümmungen der Basis einiger Pflanzen. Eine eventuelle Dunkelwachstumsreaktion hätte die Krümmung also ausgleichen können. Daß die angewandte Lichtintensität und die Versuchsdauer hierbei keine Rolle gespielt hat, zeigen folgende Versuche.

Sechs übliche Zinkgefäße (20×3×3 cm) mit je 14—16 *Avena*-Keimlingen wurden einer 2-stündigen einseitigen Dauerbelichtung ausgesetzt. Nach Ablauf der Expositionszeit waren bei allen Keimlingen deutliche phototropische Krümmungen merklich, welche bei den niedrigsten und höchsten Intensitäten am stärksten waren. Die sämtlichen Pflanzen wurden dann im Dunkeln auf der horizontalen Klinostatenachsen aufgestellt. Mit Absicht habe ich auch hier die Belichtungszeit viel kürzer gewählt als die Zeit, welche für eine vollständige Anpassung nötig ist, damit nicht etwa Krümmungen schon fixiert waren, bevor die Keimlinge auf dem Klinostaten zu rotieren anfingen. Auch hier wuchsen bei allen Pflanzen die Krümmungen energisch heran. Nach 8 Stunden ragten alle Koleoptilenspitze über die Ränder der Gefäße hinaus, ohne daß in irgend einem Teil der Koleoptile eine Geradestreckung merklich war. Nach 21 Stunden waren fast alle Koleoptile durchbrochen. Die Basis aller Pflanzen war in noch höherem Grade gekrümmt. Der obere Teil der Pflanzen war weniger gekrümmt als die Basis; von ungefähr 50% der Koleoptile waren die Spitzen nahezu gestreckt. Die basale Krümmung erwies sich später als fixiert. Auch an diesen Versuchen hat sich nichts von einer Dunkelwachstumsreaktion gezeigt.

Die Resultate dieser Versuche lassen sich nur auf eine Weise erklären. Die fortgesetzte, allseitige Belichtung macht zuletzt den Zuwachs der ursprünglichen Hinterseite mit dem der Vorderseite gleich. Wenn der gesamte Zuwachs der beiden antagonistischen Hälften der gleiche geworden ist, ist die Krümmung ausgeglichen, die beiden Hälften sind dann an der benutzten Lichtintensität angepaßt. Für diese Anpassung (an 90 π MK) waren offenbar, die Vorbelichtung nicht in Betracht gezogen, 8½ Stunden nötig.

Die Versuche, wobei die Pflanzen nach der einseitigen Vorbelichtung auf dem Klinostaten im Dunkeln rotierten, sagen uns etwas aus über die Stärke des Autotropismus. Es hat sich als sicher herausgestellt, daß die

Rückkrümmung nicht auf eine Dunkelwachstumsreaktion zurückgeführt werden kann; und weiter, daß der Trieb, eine Krümmung auszugleichen, d. h. der Autotropismus, nur in beschränktem Grade sich äußern kann.

Offenbar kann eine autotropische Rückkrümmung auf dem Klinostaten nur dann erreicht werden, wenn die Krümmung nur von einer beschränkten Lichtmenge ausgelöst wird. Es würde sehr erwünscht sein, einmal nachzuprüfen, inwieweit die von bestimmten Lichtmengen hervorgerufenen Krümmungen noch ausgeglichen werden können, d. h. die Grenze des Autotropismus zu bestimmen.

Jedenfalls hat sich die Erklärung des Autotropismus durch Bremekamp (14), S. 412, als nicht ausreichend erwiesen.

§ 17. Wachstumsgeschwindigkeit und Lichtempfindlichkeit.

Die Theorie der Dunkelwachstumsreaktion sollte nicht nur den Autotropismus, sondern auch die Neuentstehung der Lichtempfindlichkeit erklären. Nun habe ich gelegentlich untersuchen können, in welchem Grade und nach welcher Zeit die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit nach Dauerbelichtungen mit 90 MK zurückkehrte. Dabei wurde zuerst folgende Methode benutzt. Eine bestimmte Lichtmenge wurde dosiert; und dann wurde gewartet, bis der Einfluß derselben abgeklungen war. Daraufhin wurde während einiger Stunden mit 90 MK bestrahlt, um dann die Pflanze während einer bestimmten Zeit (der fraglichen) im Dunkeln wachsen zu lassen. Schließlich wurde wieder dieselbe Lichtmenge dosiert, womit die Pflanze anfangs bestrahlt wurde. Wenn der Effekt dieser letzten Belichtung demjenigen der ersten Belichtung gleich war, würde die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit sich wieder hergestellt haben.

Ich gebe nur einige Versuche wieder und zwar nur die ersten Schwankungen.

Tabelle 13.

Bei **a** wird eine gewisse Lichtmenge zugeführt; dann folgt eine Dauerbelichtung mit 90 MK und nach einiger Zeit Finsternis, die zweite Belichtung **b** mit derselben Lichtmenge als **a.** Wachstum in μ pro Minute (Zeitsignal 10 Min.). Bei ↑ Licht. Temp. 21°,3.

Vers. Nr. 130. **a** 90 MKS; **b** 90 MKS, **2** Stunden nach einer 2 stündigen Dauerbelichtung mit 90 MK.

										1 Std.			
a.	23	23	↑	20	22	17	13	14	11	13	17	23	
b.	17	14		14	14	13	15	15	12	10	11	11	

Vers. Nr. 132. **a** 100 MKS.; **b** 100 MKS, **1** Stunde nach einer 2 stündigen Dauerbelichtung mit 90 MK.

									1 Std.			
a.	18	17	↑	16	13	14	15	10	9	13	11	11
b.	16	15		14	16	16	16	17	15	15	15	15

Diese Versuche stimmen gut mit denjenigen Sierp's (37, S. 15). Die obigen Versuche zeigen ja, daß nach einer 2-stündigen Finsternis, welche einer 2-stündigen Belichtung folgt, kaum von einer Reaktion die Rede sein kann; nach 1-stündiger Finsternis ist gar keine Reaktion bemerklich.

Die Tatsache, daß Sierp nach einer kurzen Dunkelperiode wohl eine Reaktion feststellte, wurde oben erklärt und den fortgesetzten Wachstumsschwankungen, welche infolge der Belichtung auftraten, zugeschrieben. Daß nach einer längeren Dunkelperiode (2 Stunden) keine Reaktion auftritt, muß meines Erachtens in der Tatsache seine Erklärung finden, daß die Lichtempfindlichkeit sich noch nicht wieder hergestellt hat.

Um diese Wiederherstellung der Empfindlichkeit aufzufinden, hatte ich einen anderen Weg zu beschreiten, da der beschriebene zu lange Zeit forderte (d. h. 13—18 Stunden).

Deshalb wurde in Zukunft gleich mit einer Dauerbelichtung angefangen und untersucht, nach welcher Dunkelzeit eine neue Dauer-

belichtung, von derselben Intensität wie die erste, denselben Effekt hervorrief. Ich gebe nur einige positive Resultate wieder.

Tabelle 14.

Bei **a** der Effekt der ersten Dauerbelichtung mit 90 MK, bei **b** der Effekt der zweiten Dauerbelichtung mit 90 MK nach einer 5-stündigen Dunkelperiode. Wachstum in μ pro Minute (Zeitsignal 10 Min.). Bei ↑ Licht.

Vers. Nr. 137	a = 4-stündige Dauerbelichtung. Temp. 21°,3								1 Std.
a.	16	15	↑ 16	17	15	10	7	9	
b.	13	12	15	17	10	8	10	17	

Vers. Nr. 143	a = 5-stündige Dauerbelichtung. Temp. 20°								1 Std.
a.	11	12	↑ 12	10	7	5	5	9	
b.	14	13	13	13	8	5	5	10	

Man muß in dieser Tabelle mit der Tatsache Rechnung halten, daß die erste Belichtung weiter vor der großen Periode anfing, als die letzte Belichtung nach derselben stattfand.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß nach einer nahezu vollständigen Anpassung an 90 MK (Belichtungszeit 4—5 Stunden) die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit sich nach einer 5-stündigen Dunkelperiode wieder hergestellt hat.

Können nun die Wiederherstellung der Lichtempfindlichkeit und die Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit direkt miteinander in Beziehung gebracht werden?

Auf S. 58 habe ich betont, daß das Wachstum nach einer Dauerbelichtung noch sehr lange Zeit, wahrscheinlich wohl fortwährend, unter dem Einfluß der Belichtung steht. Nach gewisser Zeit wird das Wachstum bisweilen um ein wenig beschleunigt, aber niemals wird der ursprüngliche Dunkelwert erreicht. Diese Tatsache tritt in den Kurven (siehe Fig. 10), wo mit der großen Periode Rechnung getragen wird, deutlich hervor.

Die Wachstumsgeschwindigkeit verhält sich also ganz anders als die Lichtempfindlichkeit. Während die erstere nicht oder nur wenig zunimmt, ist die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit nach einigen Stunden wieder zurückgekehrt.

Diese Tatsache stimmt nicht mit den Theorien Bremekamps (12) und Van de Sande Bakhuyzen's (2). Der letztere stellt sich in seiner Theorie der Dunkelwachstumsreaktion (cf. l. c. S. 87 und 113 u. f.) auf den Standpunkt, daß die Lichtwachstumsreaktion ein reversibler Prozeß ist. Seine Wachstumsverzögerungskurve ist seiner Empfindlichkeitskurve identisch. Auch Bremekamp hält „Empfindlichkeits-" und „Wachstumskurve" für miteinander identisch, weil seine Theorie die Wachstumsgeschwindigkeit von der vorhandenen Zahl der lichtempfindlichen Teilchen abhängig vorstellt, welche von der Belichtung zuerst verdrängt oder vernichtet werden, um sich später wieder aufs Neue zu bilden.

Ich meine gezeigt zu haben, daß die Wiederherstellung der Lichtempfindlichkeit nicht in direkter Beziehung steht zur Wachstumsgeschwindigkeit.

Man braucht sich über diese Tatsache auch nicht zu wundern. Bei dem Phototropismus äußern sich die inneren Vorgänge, welche wahrscheinlich photochemischer Natur sind, in Krümmungen oder Wachstumsreaktionen. Bei der Phototaxis aber, welche dem Phototropismus doch nicht wesensverschieden sein wird, ist die Äußerung der inneren Vorgänge ganz anderer Natur. Ebensowenig wie die Ortsänderung bei der Phototaxis, ist die Wachstumsgeschwindigkeit an sich beim Phototropismus eine direkte Funktion des Lichtes.

Doch werden die Wachstumsreaktionen (bezw. Krümmungen) an sich ihren Wert behalten, denn nur an diesen läßt sich der Einfluß geänderter äußerer Verhältnisse studieren und nur durch diese bekommen wir einen Eindruck der „Empfindlichkeit" des Organismus.

Wenn man mit dieser Auffassung einverstanden ist, wird es einleuchtend sein, daß der wellenartige Verlauf der Wachstumsreaktion nicht mit der Empfindlichkeit selber zusammenhängt. In der

jüngsten Zeit (cf. Sierp, [33—37], Zollikofer, [45], und Walther [43]) hat man gefunden, daß derartige Wachstumsschwankungen von verschiedenen Umständen verursacht werden können. In Kapitel V komme ich noch auf den wellenartigen Verlauf der Lichtwachstumsreaktion zurück. Ich werde mich hier darauf beschränken, zu betonen, daß man aus der ersten Welle einen richtigen Eindruck der „Empfindlichkeit" des Organismus einem Reize gegenüber bekommt. Für die „Wachstumsreaktion" aber trifft dieses nicht zu; man muß bei ihr die ganze Reaktion verfolgen.

Kapitel V.

MONOCHROMATISCHES LICHT.

§ 18. Apparat.

Um einfarbiges Licht zu bekommen, habe ich folgende Methode benutzt. Eine 6 Volt-„Nitra"-Lampe von 25 HK (wie man sie für Automobillaternen benutzt) ist mit einem Rheostaten in den Stromkreis einer Akkumulatorenbatterie geschaltet. Die Lampe ist auf einem Messinggestell angebracht worden, welches mittels einer Mikrometerschraube in einem Schlitten (S) hin- und hergeschoben werden kann. Die Lampe (L) ist mittels eines ringsum lichtdichtverschlossenen Tubus (T) (siehe Fig. 12) mit einem rechtsehenden Prisma verbunden (P). (S. Fig. 12 umstehend.)

Bevor das Licht auf das Prisma fällt, wird es von einer Linse l′ parallel gemacht und nach dem Austritt aus dem Prisma wieder von einer zweiten Linse l″ konvergiert, so daß in die Brennfläche ein scharfes Spektrum projiziert wird. An dieser Stelle ist ein Schirm angebracht, worin sich eine, mittels einer Mikrometerschraube änderbare Spalte (Sp) befindet. Zwischen dem Prisma und dem Schirme sind noch angebracht:

1. ein Flüssigkeitsbehälter von Glas (F′), in welchem sich eine Flüssigkeit befindet, um infra-rote, bzw. rote Strahlen zu absorbieren.
2. ein Momentverschluß (M) eines photographischen Apparates.
3. ein Gestell in welches gläserne Farbenfilter (F″) angebracht werden können.

Wenn der Momentverschluß geöffnet ist, tritt aus der engen Spalte ein divergierendes Bündel einfarbigen Lichtes aus, welches auf 1 m Abstand einen Durchmesser von 10× 16 cm hat.

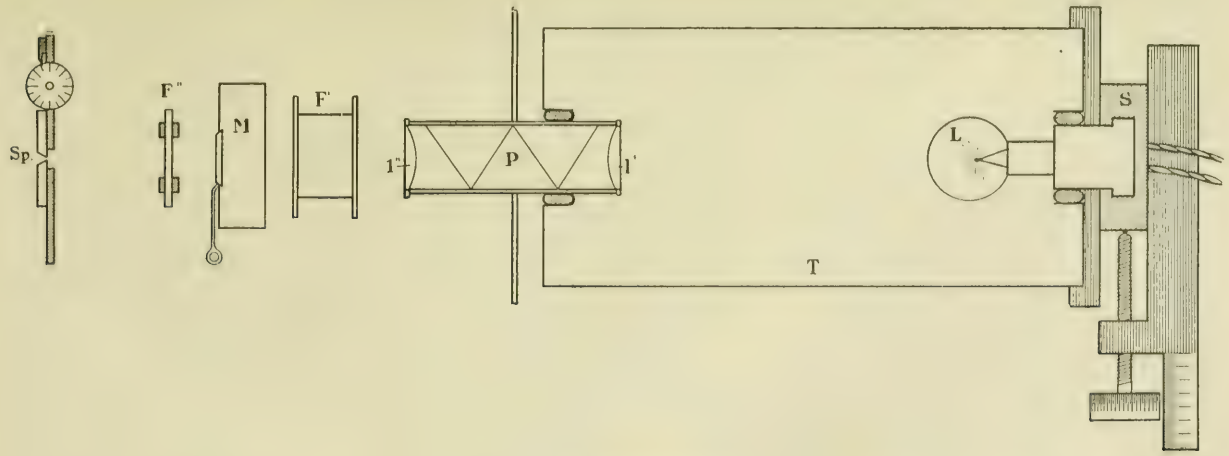


Fig. 12. Der Monochromator.

Um die Farbe dieses Bündels zu ändern, hat man nur mittels der Mikrometerschraube der Lampe eine andere Stelle in Beziehung zum Prisma zu geben. Die Lampenmikrometerschraube gestattet eine so große Verschiebung, daß man die verschiedenen Wellenlängen des sichtbaren Spektrums alle auf die Spalte werfen kann

Auch dieser Apparat ist von Herrn P. A. de Bouter angefertigt worden, nach Angabe der Herren Prof. Dr. L. S. Ornstein, Direktor des physikalischen Instituts der Utrechter Universität und Dr. J. W. Moll. Ich möchte diesen Herren an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank sagen für die liebenswürdige Weise, in der sie mir geholfen haben; und Herrn Prof. Ornstein noch besonders, weil er die Apparate seines, in dieser Hinsicht so reichlich ausgestatteten, Instituts mir zur Verfügung stellte. Ohne diese Hilfe wäre dieser Teil meiner Arbeit nicht möglich gewesen. Dasselbe trifft auf meinen Kollegen, Herrn Denier van der Gon, zu, welcher mit den empfindlichsten Apparaten alle physikalischen Bestimmungen für mich ausgeführt hat mit einem Interesse, wofür ich ihm recht dankbar bin.

Es wurde zuerst das aus der Spalte hervortretende Strahlenbündel spektroskopisch untersucht. Dabei wurden nicht nur die Stellungen der Lampenmikrometerschraube für die verschiedenen Wellenlängen des Spektrums bestimmt, sondern auch untersucht, ein wie großer Teil des Spektrums bei verschiedener Öffnung des Spaltes hinaustrat. Es wird einleuchtend sein, daß infolge geringerer Dispersion der längeren Wellenlängen, im Rot von einer bestimmten Spaltweite ein viel größerer Spektralbezirk hindurchgelassen wird, als im Violett. Das ganze Spektrum wurde in zehn Teile zerlegt, und die Spalt- und Lampenmikrometerschraube wurde für jedes Gebiet geaicht (siehe Tabelle 15). Dann wurde die Strahlungsenergie jedes Gebietes mikrophotometrisch bestimmt.

Dazu wurde eine Anordnung gemacht, wobei sämtliche Strahlen des Bündels auf eine Thermosäule nach Moll konzentriert wurden. Der von dieser Strahlung erzeugte Strom floß durch ein Galvanometer nach Moll, welches seine Ausschläge auf photographischem Wege registrierte. Diese Messungen wurden zuerst hergestellt ohne

besondere gläserne Farbenfilter. Es blieb dann aber noch ungefähr 1% falsches Licht im Bündel. Um die letzten Spuren hiervon zu beseitigen, wurden für jede Wellenlänge geeignete gläserne Farbenfilter zwischengeschaltet, welche auch später bei meinen Versuchen immer verwendet wurden. Die Galvanometerausschläge wurden auf den photographischen Aufnahmen später mikroskopisch gemessen. Alle so gewonnenen Daten über den Apparat findet man in nächster Tabelle.

Tabelle 15.

Spektralgebiet in $\mu\mu$	Stellung der Lampenmikrometerschraube	Spaltweite	Flüssigkeitsfilter	Farbenfilter	Durchlässigkeit des Farbenfilters in %	Galvanometerausschläge ohne Farbenfilter	Galvanometerausschläge mit Farbenfilter
400—420	29	4.0	2% $CuCl_2$	blau	60%	3.—	1.8
420—440	24	2.5	„	„	61%	5.4	3.3
440—460	20.5	1.2	„	„	38%	6.—	2.3
460—480	18	0.4	„	blaugrün	32%	3.4	1.1
480—500	15.5	0.4	„	„	42%	5.7	2.4
500—530	13	0.4	„	„	45%	9.5	4.3
530—570	10.5	0.3	„	„	30%	12.5	3.8
570—620	8	0.3	„	orange	27%	18.5	5.—
620—700	5.5	0.2	Wasser	„	35%	27.5	10.—
700—800	3	0.2	„	rot	59%	53.—	31.—

Die Galvanometerausschläge sind der Strahlungsintensität proportional. Nun habe ich für meine Versuche eine spezielle Einheit der Energiemenge angenommen. Die Intensitätseinheit sei die, welche in der Thermosäule einen Strom erregt, welcher dem Galvanometer einen Ausschlag 1 gibt. Die Energiemenge dieser Intensität, welche während einer Sekunde auf 1 m Abstand einen Schirm bestrahlt, habe ich als Energieeinheit φ angedeutet.

Diese Einheit gilt jedoch nur für diesen Apparat. So war es eine wichtige Aufgabe, die Energiemengen auf wirkliche physikalische Energiegrößen zurückzuführen. Diese rein physikalische Aufgabe

ist von Herrn M. J. Druyvesteyn, phil. nat. Cand., gelöst worden. Er hat eine Versuchsanordnung gemacht, wobei die Energie einer Hefner-Kerze mit derjenigen des von mir benutzten Monochromators verglichen werden konnte. Es stellte sich heraus, daß

$$1\,\varphi = \pm\, 0{,}02\,{}^{\text{Ergs}}/_{\text{cM}^2}\ \text{Sek.}$$

Ich verzichte auf die Beschreibung dieser Versuche, die selbstverständlich auch mikrophotometrisch mit derselben Thermosäule und demselben Galvanometer, welche oben erwähnt wurden, stattfanden. Die Messungen dürfen eine Genauigkeit bis auf 10% beanspruchen. Nur will ich hier auch Herrn Druyvesteyn für seine Bemühungen mit dieser, für mich so wichtigen Frage recht herzlich danken.

Ich beschränke mich auf die folgenden Berechnungen:

Die Hefner-Kerze bestrahlt auf 1 m Abstand einen Quadratzentimeter mit 900 Erg und gibt auf 1 m dem Galvanometer einen Ausschlag 9.

Das Wellengebiet 700—800 $\mu\mu$ des Monochromators ohne Glasfilter gibt auf 13,8 cm dem Galvanometer einen Ausschlag 0,6; d. h. auf 1 m 0,011. Setzt man die Ergenzahl des Monochromators für dieses Wellengebiet = x, dann ist:

$$900 : x = 9 : 0{,}011 \quad \text{oder}$$
$$x = 1{,}1$$

Das Wellengebiet 700—800 $\mu\mu$, welches (siehe Tabelle 15) ohne Glasfilter, bei der Aichung einen Ausschlag 53 gab, sendet also auf 1 m Abstand 1,1 Ergs/cM² Sek. aus. Deshalb ist:

$$53\,\varphi = 1{,}1\ \text{Ergs/cM}^2\ \text{Sek. oder:}$$
$$1\,\varphi = 0{,}02\ \text{Ergs/cM}^2\ \text{Sek.}$$

und weil: $1\ \text{Erg} = \frac{1}{419} : 10^{-5}$ Kalorie und auch:

10^{-7} Watt, ist:

$$1\,\varphi = 0{,}000000002 = 2 \cdot 10^{-9}\ \text{Watt/cM}^2\ \text{Sek.}$$
$$\text{und } 1\,\varphi = 0{,}0000000048 = 4{,}8 \cdot 10^{-9}\ \text{Kalorie/cM}^2\ \text{Sek.}$$

Nach dieser physikalischen Abschweifung kehren wir zu unsern Koleoptilen zurück. Wo diese Belichtungen allseitig stattfanden, wurde die Pflanze während der Belichtung auf der vertikalen Klinostatenachse schnell rotiert. weil das Wellengebiet nicht homogen

war und die Pflanze von links z. B. mit 480 $\mu\mu$ und von rechts mit 460 $\mu\mu$ bestrahlt wurde. Der Abstand des Auxanometers vom Monochromator war 1,30 m. Während der Belichtung wurde selbstverständlich die Spannung der Akkumulatoren mittels des Rheostaten konstant gehalten. Das Licht fiel in horizontaler Richtung auf einen Spiegel, welcher um 45° geneigt, sich über dem Auxanometer befand und das Licht also auf die drei Spiegelchen des Auxanometers reflektierte. Mit diesen Reflexionen wird immer ein (konstanter) Fehler gemacht, welcher immerhin einige Prozente nicht übersteigt.

§ 19. Krümmungsversuche.

Bei Versuchen mit einfarbigem Lichte versagt jede Vergleichung mit weißem Lichte, wenn man letzteres im MK angibt. Wie bekannt, strahlt eine Hefner-Kerze auf 1 m 900 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek. aus. Von dieser Lichtmenge ist aber nur ungefähr 1% auf das sichtbare Spektrum zurückzuführen, die anderen 99% gehören der infraroten Wärmestrahlung an. Wenn man also 1 MKS. mit einer Hefner-Kerze zuführt, so stimmt dieses mit 9 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek. sichtbarem Lichte, und 900 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek. totaler Strahlungsenergie. Man kann also erwarten, daß die einfarbigen Lichtmengen, den weißen Lichtmengen gegenüber winzig klein ausfallen werden. Blaauw (3) gibt uns darüber sehr wichtige Daten, aber er hat auch nur Verhältnisse angegeben und keine physikalischen Energiemengen. Bevor ich mit Wachstumsmessungen anfing, habe ich also zuerst geprüft, wie es mit den Krümmungserscheinungen bestellt war. Nachdem ungefähr die Schwelle im Violett (400—420 $\mu\mu$) bestimmt worden war, habe ich mit Berücksichtigung der Angaben Blaauw's (l. c. S. 58 u. f. § 17) eine Anzahl Koleoptilen in jedem Spektralgebiete belichtet. Nach der Belichtung kamen die Pflanzen auf die horizontale Klinostatenachse und 3 Stunden später wurden die Krümmungen aufgenommen. Ich bekam die folgenden Ergebnisse:

Tabelle 16.

Wellenlänge in $\mu\mu$		Pflanzenzahl	Abstand von der Lichtquelle in cm	Wirklich zugeführte Lichtmenge in φ	Lichtmenge auf 100 cm berechnet: in φ	in Ergs/cm² Sek.	Zahl der gekrümmten Pflanzen	Mittlere Krümmungsgröße in mm
I	400—420	12	100	60	60	1.2	11	2.5
II	420—440	10	100	81	81	1.62	9	4.2
III	440—460	12	100	72	72	1.44	12	4.3
IV	460—480	11	100	34	34	0.78	11	4
V	480—500	12	100	68.4	68.4	1.368	10	0.8
VI	500—530	11	50	1900	475	9.5	2	0.2
VII	530—570	12	50	5000	1250	25	3	0.1
VIII	570—620	10	50	11.300	2775	45.5	0	0.
IX	620—700	11	50	27.500	6875	137.5	2	0.1
X	700—800	10	50	63.600	15.900	318	1	0.1

Es ist aber klar, daß die Krümmung bei IV (460—480 $\mu\mu$) den Krümmungen bei II (420—440 $\mu\mu$) und III (440—460 $\mu\mu$) gegenüber nicht mit der zugeführten Lichtmenge in gutem Verhältnis steht. Ich habe deshalb den Versuch mit einer doppelten Lichtmenge wiederholt und fand:

Tabelle 17.

Wellenlänge in $\mu\mu$		Pflanzenzahl.	Abstand v. d. Lichtquelle i. cm.	Wirklich zugeführte Lichtmenge in φ	Lichtmenge auf 100 cm berechnet. in φ	in Ergs/cm² Sek.	Zahl der gekrümmten Pflanzen	Mittlere Krümmungsgröße in mm
IV	460—480	12	100	68	68	1.56	12	4.2

Mit Absicht habe ich diesen Versuch erwähnt, weil er uns zur Vorsicht mahnt, Folgerungen aus den Krümmungsvorgängen zu machen, wenn wir nicht von vornherein den Krümmungsverlauf kennen und nur das Endergebnis beachten; das ist sehr gefährlich. Offenbar hatte in Tabelle 16 nach 3 Stunden die Krümmung bei IV die von II und III eingeholt. Hierauf muß man selbstverständlich achten, wenn man mit ziemlich erheblichen Krümmungen arbeitet, wie Lundegårdh (24) dieses tut. Er hat sogar gemeint, Wachs-

tumsmessungen ausführen zu können, welche auf Genauigkeit Anspruch machen können, bei Krümmungen, welche von der Schwere energisch entgegengewirkt wurden.

Aus den von mir gefundenen Krümmungen läßt sich noch nichts über die Reizschwelle aussagen. Diese hat aber Blaauw (3) l. c. schon eingehend studiert, so daß ich zufrieden sein konnte, wenn meine Versuche mit den seinigen stimmten. Um das zu prüfen, habe ich auf meine Versuche zwei Gesetze angewendet.

1. daß die „Reizschwelle" von der Lichtmenge (unabhängig von der Belichtungsdauer und der Lichtintensität) bestimmt wird, (Blaauw 3).

2. daß die Krümmung, innerhalb gewisser Grenzen, der zugeführten Lichtmenge proportional ist (Arisz 1).

Man kann dann das absolute Lichtempfindlichkeitsverhältnis in dieser Formel wiedergeben:

$$E\lambda = c \cdot \frac{k.r^2}{M\lambda}$$

worin, $E\lambda$ = Lichtempfindlichkeitskoeffizient, für eine bestimmte Wellenlänge λ.

k = Krümmungsstärke in mm.

r = Abstand von der Lichtquelle in cm.

$M\lambda$ = Lichtmenge für die bezügliche Wellenlänge λ in φ auf 100 cm Abstand.

c = willkürliche Konstante.

Wenn man die Ergebnisse der Tabellen 16 und 17 in diese Formel hineinträgt, bekommt man:

Tabelle 18.

$$E\lambda_{400-420} = c\,\frac{2.5 \times 10000}{60} = c \cdot 416{,}6$$

$$E\lambda_{420-440} = c\,\frac{4.2 \times 10\,000}{81} = c \cdot 519.9$$

$$E\lambda_{440-460} = c\,\frac{4.3 \times 10000}{72} = c \cdot 597.2$$

$$E\lambda_{460-480} = c\,\frac{4.2 \times 10000}{68} = c \cdot 617.6$$

$$E\lambda_{480-500} = c\,\frac{0.8 \times 10000}{68,4} = c \cdot 117$$

$$E\lambda_{500-530} = c\,\frac{0.2 \times 2500}{475} = c \cdot 1.05$$

$$E\lambda_{530-570} = c\,\frac{0.1 \times 2500}{1250} = c \cdot 0.2$$

$$E\lambda_{570-620} = c\,\frac{0 \times 2500}{2775} = c \cdot 0$$

$$E\lambda_{620-700} = c\,\frac{0.1 \times 2500}{6875} = c \cdot 0.036$$

$$E\lambda_{700-800} = c\,\frac{0.1 \times 2500}{15900} = c \cdot 0.002$$

Setzt man nun die Konstante c = 1,4, so bekommt man:

Tabelle 19.

Das absolute Empfindlichkeitsverhältnis:

Berechnet:		Nach Blaauw:	
400—420 μμ	583.	392 μμ	427.
		426 „	685.
420—440 „	728.	436 „	721.
440—460 „	835	448 „	825.
		466 „	884.
460—480 „	864.	478 „	717.
		487 „	546.
480—500 „	164.	491 „	175.
		499 „	20.
500—530 „	1.47	510 „	1.96
530—570 „	0.28	534 „	0.34
570—620 „	0		

In die zweite Spalte der Tabelle 19 sind die Zahlen der absoluten Verhältnisse der Lichtempfindlichkeit nach Blaauw hineingetragen worden. Es ist wirklich erfreulich, wie schön unsere Befunde miteinander stimmen. Zu gleicher Zeit kann man hierin einen schönen Beweis für die Richtigkeit der von Blaauw und Arisz gefundenen Gesetze ersehen.

§ 20. Wachstumsmessungen.

Jetzt wurden allseitig geringe Mengen monochromatischen Lichtes zugeführt. Um, soviel wie es ausführbar war, die individuelle Variabilität zu eliminieren, wurden verschiedene Belichtungen an derselben Pflanze vorgenommen, nachdem sich herausgestellt hatte, daß bei diesen kleinen Lichtmengen schon nach 2 bis $2\frac{1}{2}$ Stunden die ursprüngliche Empfindlichkeit sich wiederhergestellt hatte. Die kurzen Wellenlängen beeinflußten das Wachstum bei einer Lichtmenge von 100 φ = 2 $^{\text{Ergs}}/_{\text{cm}}{}^{2}$ Sek. schon beträchtlich. Für die Wellenlängen über 500 $\mu\mu$ mußte die Lichtmenge immer vergrößert werden, um noch eine Reaktion hervorzurufen; bis schließlich die Lichtmengen für 620—700 und 700—800 $\mu\mu$ so groß wurden, daß mit Hinsicht auf die schwachen Akkumulatoren, nur wenige Versuche angestellt werden konnten. Allerdings sind diese Mengen rotes Licht doch noch klein, wenn man sie mit derjenigen einer ebenso langen Belichtung mit einer von Rubinglas umhüllten Lampe vergleicht.

Die Resultate dieser Versuche sind in den folgenden Tabellen aufgenommen.

Tabelle 20.

Belichtung mit 400—420 $\mu\mu$. (80 Sek.) (100 φ = 2 $^{\text{Ergs}}/_{\text{cm}}{}^{2}$ Sek.)
Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers. Nr.	Länge	Licht					↑			
191 a	36 mm	160	150	150	140	120	140	130	140	130
193 a	24.5 „	120	120	120	120	140	140	150	150	140
201 a	18.5 „	90	90	90	90	90	90	90	110	100
201 b	22 „	100	90	90	100	100	100	100	90	90
202 b	26 „	120	120	120	120	120	110	100	90	100
Durchschnitt	25,5 „	118	114	114	114	114	116	114	116	112
Durchschnitt p. Minute		19.8	19	19	19	19	19.4	19	19.2	18.6

Tabelle 20. (Fortsetzung.)

Vers. Nr.	Fortsetzung							1 Std.
191 a	120	120	130	130	130	140	130	120
193 a	120	110	120	120	130	130	140	140
201 a	110	110	110	110	110	100	90	90
201 b	90	90	90	90	90	100	100	100
202 b	100	100	110	110	120	120	120	120
Durchschnitt	108	106	112	112	116	118	116	114
Durchschn. pro Min.	18	17.6	18 6	18.6	19.4	19.8	19.6	19

Vers. Nr.	Fortsetzung							2 Std.
191 a	140	150	150	140	130	130	140	140
193 a	140	140	150	160	150	160	150	150
201 a	110	120	130	120	120	120	110	110
201 b	90	100	100	100	100	100	100	100
202 b	110	110	110	110	110	110	110	110
Durchschnitt	118	124	128	126	122	124	122	122
Durchschnitt pro Minute	19.8	20.8	21.4	21	20.4	20.8	20.4	20.4

Tabelle 21.

Belichtung mit 420—440 $\mu\mu$. (44 Sek.) 100 φ = 2 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek.
Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers. Nr.	Länge	Licht					↑			
191b	39.5 mm	140	130	140	130	130		120	110	110	110
192	30 ,,	160	160	150	150	160		160	150	140	140
193b	28.5 ,,	170	170	170	180	170		160	160	130	130
194a	22.5 ,,	150	150	160	170	170		170	150	120	110
185a	27 ,,	150	130	130	140	130		130	130	130	140
Durchschnitt	29.5 mm	154	148	150	150	152		148	140	126	126
Durchschnitt pro Minute		25.8	24.8	25	25	25.4		24.8	23.4	21	21

Vers. Nr.	Fortsetzung						1 Std.	
191b	80	100	110	110	110	120	130	110
192	140	130	150	150	150	140	130	130
193b	130	140	140	160	160	150	160	160
194a	110	110	110	110	100	100	100	110
185a	140	110	100	130	130	130	130	140
Durchschnitt	120	118	122	132	130	128	130	130
Durchschnitt pro Minute	20	19.8	20.4	22	21.8	21.4	21.8	21.8

Tabelle 21 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung							2 Std.
191b	110	110	110	100	110	110	110	110
192	130	130	150	150	140	140	140	140
193b	160	160	160	160	160	160	160	150
194a	110	120	120	130	130	130	130	130
185a	130	140	140	140	140	140	140	140
Durchschnitt	128	132	136	136	136	136	136	134
Durchschn. p. Minute	21.4	22	22.6	22.6	22.6	22.6	22.6	22.4

Tabelle 22.

Belichtung mit 440—460 $\mu\mu$ (63 Sek.) 100 φ = 2 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek.
Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers.-Nr.	Länge						Licht ↑		
187b	28 mm	170	180	170	160	150	150	140	130
194b	27 „	120	130	130	120	120	130	130	130
195a	31 „	140	140	150	150	150	160	170	180
201c	26 „	120	110	110	110	110	120	110	110
202a	23 „	120	120	120	120	120	120	110	120
Durchschnitt	27 mm	134	136	136	132	130	136	132	134
Durchschnitt pro Minute		22.4	22.6	22.6	22	21.8	22.6	22	22.4

Tabelle 22 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung										
	1 Std.										
187a	120	110	100	100	100	90	100	100	100	120	120
194b	130	120	110	100	90	80	70	70	70	80	80
195a	160	150	150	130	130	140	140	140	150	160	170
201c	110	100	100	100	100	100	100	90	90	90	90
202a	140	140	140	140	140	130	130	120	120	110	100
Durchschnitt	132	124	120	114	112	108	108	104	106	112	112
Durchschnitt pro Minute	22	20.8	20	19	18.6	18	18	17.4	17.6	18.6	18.6

Vers.-Nr.	Fortsetzung					
	2 Std.					
187a	120	120	120	120	130	130
194b	80	90	100	100	100	100
195a	180	180	180	180	180	180
201c	90	90	90	80	80	90
202a	120	130	130	130	130	130
Durchschnitt	118	122	124	122	124	126
Durchschnitt pro Minute	19.8	20.4	20.6	20.4	20.6	21

Tabelle 23.

Belichtung mit 460—480 $\mu\mu$ (131 Sek.) 100 φ = 2 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek.
Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers.-Nr.	Länge						Licht ↑		
190	31.5 mm	100	110	110	110	110	110	110	100
189	24.5 „	170	170	180	180	160	160	150	150
187c	31 „	120	120	120	110	120	110	100	100
199	27 „	150	150	150	160	150	150	140	140
200a	27 „	150	150	150	140	140	140	130	120
200b	31 „	120	120	130	130	130	120	120	110
Durchschnitt	28 mm	135	136	140	138	135	132	125	120
Durchschn. pro Minute		22.5	22.7	23.4	23	22.5	22	20.8	20

Vers.-Nr.	Fortsetzung							1 Std.	
190	90	90	100	100	110	110	110	120	110
189	130	140	140	130	130	120	120	120	110
187c	100	90	110	140	140	140	140	140	140
199	140	120	110	130	140	160	160	160	160
200a	110	110	120	120	120	120	130	130	140
200b	100	100	100	100	110	110	100	100	100
Durchschnitt	112	108	114	120	125	127	127	127	126
Durchschn. pro Minute	18.6	18	19	20	20.8	21.2	21.2	21.2	21

Tabelle 23 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung							2 Std.
190	110	110	110	120	120	130	130	130
189	110	120	120	120	120	120	120	120
187c	140	130	130	130	120	120	120	110
199	170	170	160	160	160	160	160	160
200a	140	150	150	150	140	140	150	150
200b	100	110	110	110	110	110	110	110
Durchschnitt	127	132	130	132	128	130	132	132
Durchschn. pro Minute	21.2	22	21.6	22	21.4	21.6	22	22

Tabelle 24.

Belichtung mit 480—500 $\mu\mu$ (60 Sek.) 100 φ = 2 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek.
Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers.-Nr.	Länge						Licht ↑				
188a	26 mm	140	140	140	150	140	150	140	140	130	140
187d	35 „	100	100	100	100	100	100	100	110	110	90
195b	36 „	180	180	180	170	180	170	170	160	160	160
203b	30 „	130	130	130	130	120	120	110	110	110	110
204c	31 „	130	120	120	130	130	130	130	140	140	140
Durchschnitt	31 mm	136	134	134	136	134	134	130	132	130	128
Durchschn. pro Minute		22.6	22.4	22.4	22.6	22.4	22.4	21.6	22	21.6	21.4

Tabelle 24 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung					1 Std.				
188a	130	140	160	150	150	150	160	170	170	170
187d	90	80	80	90	90	90	80	80	90	90
195b	160	170	170	180	190	190	180	180	190	190
203b	100	100	100	100	90	100	110	100	100	100
204c	140	140	140	140	140	140	140	140	150	140
Durchschnitt	124	126	130	132	132	134	134	134	134	138
Durchschn. pro Minute	20.6	21	21.6	22	22	22.4	22.4	22.4	22.4	23

Vers.-Nr.	Fortsetzung				2 Std.
188a	180	170	170	180	190
187d	100	100	100	110	110
195b	180	180	190	190	190
203b	100	100	100	100	100
204c	140	140	130	130	130
Durchschnitt	140	138	138	142	144
Durchschn. pro Minute	23.4	23	23	23.6	24

Tabelle 25.

Belichtung mit 500—530 $\mu\mu$ (67 Sek.) 200 $\varphi = 4$ Ergs/cM² Sek.
Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers.-Nr.	Länge						Licht ↑		
188b	32.5 mm	180	190	190	180	180	170	170	170
196b	29 „	160	160	160	160	160	160	160	180
197	23,5 „	150	150	140	150	150	150	140	130
198a	33 „	150	150	160	160	160	160	170	170
203c	33.5 „	100	90	90	90	90	80	80	80
Durchschnitt	30 mm	148	148	148	148	148	144	144	146
Durchschn. pro Minute		24.6	24.6	24.6	24.6	24.6	24	24	24.4

Vers.-Nr.	Fortsetzung							1 Std.			
188b	150	140	150	170	160	170	170	170	160	160	160
196b	180	160	160	160	160	170	170	160	160	170	160
197	130	130	130	130	120	110	110	110	120	120	120
198a	160	160	160	160	160	160	170	170	170	170	150
203c	70	70	70	60	60	80	80	80	80	70	70
Durchschnitt	134	132	134	136	132	138	140	138	138	138	132
Durchschn. pro Minute	22.4	22	22.4	22.6	22	23	23.4	23	23	23	22

Tabelle 25 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung					2 Std.
188b	170	170	170	170	170	170
196b	160	170	160	170	170	170
197	120	120	130	130	130	130
198a	170	170	170	170	170	170
203c	70	70	70	70	70	70
Durchschnitt	138	140	140	142	142	142
Durchschn. pro Minute	23	23.4	23.4	23.6	23.6	23.6

Tabelle 26

Belichtung mit 530—570 $\mu\mu$ (114 Sek.) 300 q = 6 $^{\text{Ergs}}/_{\text{cM}^2}$ Sek.
Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers.-Nr.	Länge						Licht ↑			
203a	25 mm	80	90	90	90	100	100	100	90	90
204a	23.5 „	130	130	130	130	130	130	120	120	120
204d	34.5 „	130	130	130	130	130	110	100	90	100
206a	27 „	100	100	100	110	100	110	120	110	100
206c	32 „	100	100	100	100	100	100	90	90	90
Durchschnitt	28 mm	108	110	110	112	112	110	106	100	100
Durchschnitt pro Minute		18	18.4	18.4	18.6	18.6	18.4	17.6	16.6	16.6

Tabelle 26 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung									
	1 Std.									
203a	90	100	110	120	120	120	120	120	120	120
204a	120	120	120	130	120	120	120	100	110	110
204d	110	120	120	120	120	130	130	130	120	120
206a	100	120	120	120	120	120	120	130	130	130
206c	100	100	100	90	90	100	100	100	100	100
Durchschnitt	104	112	114	116	114	118	118	116	116	116
Durchschnitt pro Minute	17.4	18.6	19	19.4	19	19 6	19.6	19.4	19.4	19.4

Vers.-Nr.	Fortsetzung					
	2 Std.					
203a	120	120	130	130	130	130
204a	110	110	120	110	120	130
204d	120	120	110	100	100	100
206a	120	110	110	110	110	110
206c	100	110	110	110	110	110
Durchschnitt	114	114	116	112	114	116
Durchschnitt pro Minute	19	19	19.4	18.6	19	19.4

Tabelle 27.

Belichtung mit 570—620 $\mu\mu$ (116 Sek.) 400 $\varphi = 8$ Ergs/cM² Sek.
Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers. Nr.	Länge	Licht					↑			
195c	40.5 mm	190	180	180	180	180		180	170	170
196a	27.25 „	140	140	150	140	140		130	130	140
204e	37 „	110	100	100	90	100		100	100	100
205a	25 „	110	110	110	110	110		120	120	120
206b	30 „	100	110	110	110	110		110	100	100
Durchschnitt	32 mm	130	128	130	126	128		128	124	126
Durchschnitt pro Minute		21.6	21.4	21.6	21.2	21.4		21.4	20.6	21

Vers. Nr.	Fortsetzung							1 Std.			
195c	170	160	140	160	170	170	170	170	170	170	170
196a	140	140	130	130	140	140	140	140	150	160	160
204e	100	90	90	100	100	110	110	110	100	110	110
205a	110	110	120	120	120	110	110	110	120	100	100
206b	100	100	100	90	100	100	100	100	100	100	100
Durchschnitt	124	120	116	120	126	126	126	126	128	128	128
Durchschnitt pro Minute	20.6	20	19.2	20	21	21	21	21	21.4	21.4	21.4

Tabelle 27 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung						2 Std.
195c	170	170	170	160	160	160	
196a	160	160	160	160	160	160	
204e	110	110	110	100	100	110	
205a	100	110	120	110	110	120	
206b	100	100	100	100	100	100	
Durchschnitt	128	130	132	126	126	130	
Durchschnitt pro Minute	21.4	21.8	22	21	21	21.6	

Tabelle 28.

Belichtung mit 620—700 $\mu\mu$ (145 Sek.) 1000 φ = 20 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek.
Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers. Nr.	Länge						Licht ↑			
207a	25 mm	130	130	130	140	140	130	130	120	100
208a	29 „	120	120	130	130	130	120	120	130	150
209d	33 „	110	110	100	110	110	110	110	110	110
Durchschnitt	29 mm	120	120	120	126	126	120	120	120	120
Durchschnitt pro Minute		20	20	20	21	21	20	20	20	20

Tabelle 28 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung						1 Std.				
207a	100	120	120	120	120	130	130	120	120	120	120
208a	170	160	150	140	150	160	160	180	170	150	150
209d	90	90	90	90	90	80	80	80	80	100	90
Durchschnitt	120	124	120	119	120	124	124	128	124	124	120
Durchschnitt pro Minute	20	20.6	20	19.8	20	20.6	20.6	21.4	20.6	20.6	20

Vers. Nr.	Fortsetzung					2 Std.
207a	130	130	140	140	140	
208a	150	150	150	150	150	
209d	90	80	80	80	80	
Durchschnitt	124	120	124	124	124	
Durchschnitt pro Minute	20.6	20	20.6	20.6	20.6	

Tabelle 29.

Belichtung mit 700—800 $\mu\mu$ (135 Sek.) 3000 φ = 60 Ergs/cM² Sek.
Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers.-Nr.	Länge	Licht					↑			
207b	27.5 mm	130	130	140	140	140		130	130	130
207c	30.5 „	130	130	120	130	130		130	130	120
215e	35 „	130	140	140	140	140		140	140	140
Durchschnitt	31.5 mm	130	133	133	137	137		133	133	130
Durchschnitt pro Minute		21.6	22.2	22.2	22.8	22.8		22.2	22.2	21.6

Tabelle 29 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung						1 Std.			
207b	120	110	110	120	130	140	140	140	140	140
207c	120	120	100	110	110	120	120	110	120	130
215e	130	110	110	110	120	130	130	120	120	130
Durchschnitt	126	113	108	113	120	130	130	123	126	136
Durchschnitt pro Minute	21	18.8	18	18.8	20	21.6	21.6	20.5	21	22.6

Vers. Nr.	Fortsetzung					2 Std.	
207b	150	150	140	130	120	120	120
207c	120	120	120	130	130	130	130
215e	120	120	120	120	120	110	120
Durchschnitt	130	130	128	128	124	120	124
Durchschnitt pro Minute	21.6	21.6	21.4	21.4	20.6	20	20.6

Übersichtlicher sind die Resultate in den Kurven (Fig. 13) wiedergegeben. In diesen Kurven sind die Rekonstruktionen auf die große Wachstumsperiode (gestrichelt) wieder punktiert angegeben worden (siehe S. 57).

Mit Ausnahme der Belichtungen mit 440—460 $\mu\mu$, 530—570 $\mu\mu$ und 620—700 $\mu\mu$ gibt es in allen Kurven ein Minimum nach 36 Minuten. Bei der benutzten Lichtmenge scheint für 440—460 $\mu\mu$ die Reaktionszeit etwas länger zu sein, wodurch auch das Minimum erst nach 1 Stunde auftritt. Für 530—570 $\mu\mu$ wird dahingegen bei der

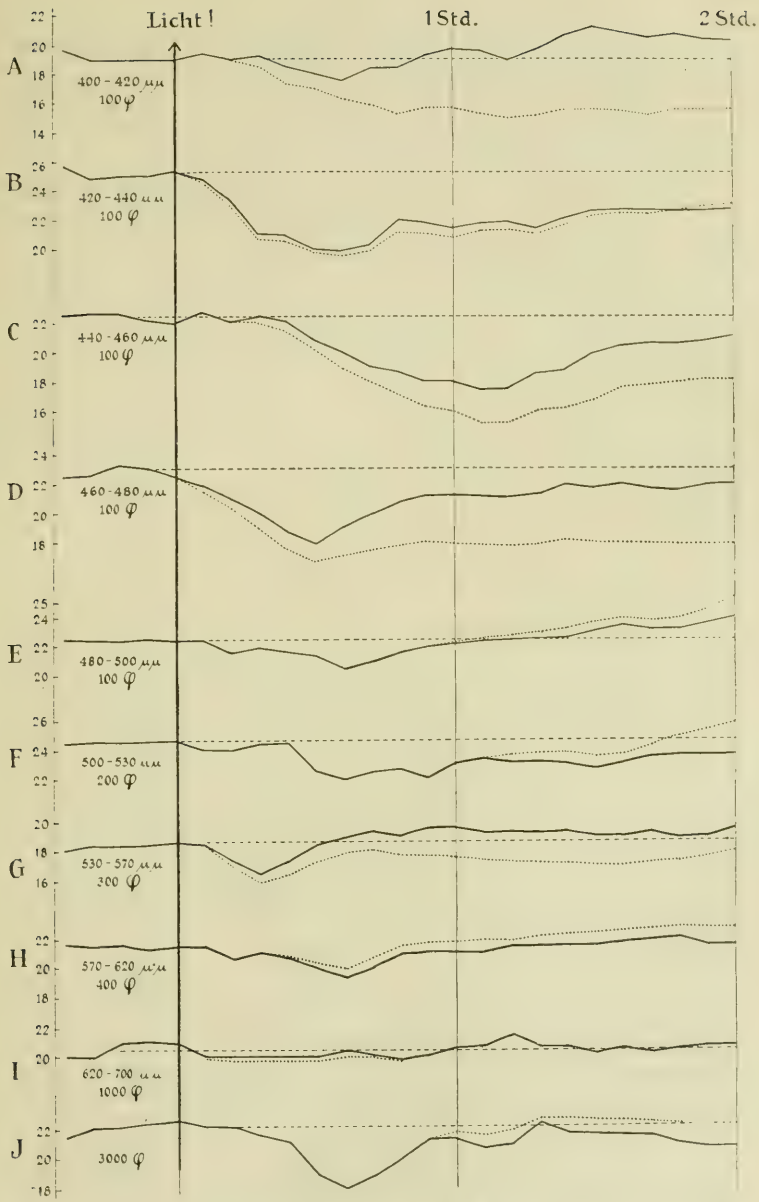


Fig. 13. Einfluß einfarbigen Lichtes auf das Wachstum. Wachstumswerte in μ pro Minute.

benutzten Lichtmenge das Minimum schon nach ungefähr 18 Minuten erreicht, während bei 620—700 $\mu\mu$ in den Durchschnittswerten überhaupt keine Reaktion zu erkennen ist. In der Tabelle schwankt das Minimum zwischen 30 und 48 Minuten.

Nach dem Verlassen des Minimums steigt das Wachstum wieder an. Es ist aber sehr deutlich, daß die Verzögerung für Wellenlängen kleiner als 500 $\mu\mu$ noch sehr lange Zeit anhält und nach 2 Stunden noch nicht abgeklungen ist. Für mich ist es selbst fraglich, ob nicht das Wachstum auch hier auf die Dauer etwas herabgesetzt worden ist. Diese starke Hemmung wird aber offenbar nur von den kurzen Wellenlängen ausgeübt. Die Wellenlängen oberhalb 500 $\mu\mu$ verursachen ebenfalls eine Wachstumshemmung. Diese ist aber nur von kürzerer Dauer. Es erscheinen selbst die meisten Wachstumswerte nach 2 Stunden bisweilen höher als man im Dunkeln erwarten würde.

§ 21. Blaauw's Theorie.

Die lange dauernde, von den kürzeren Wellenlängen verursachte Wachstumshemmung wird bei einer einseitigen Belichtung eine auftretende Krümmung auf dem Klinostaten noch Stundenlang verstärken, so daß schon nach Zufuhr kleiner Energiemengen (cf. S. 77) dennoch erhebliche Krümmungen zutage treten werden.

Kleine Lichtmengen aber, von einer Wellenlänge größer als 480 bis 500 $\mu\mu$ ändern das Wachstum nur für kürzere Zeiten. Der Anfang einer Krümmung wird — sei es auch makroskopisch unsichtbar — wenigstens auftreten, wird aber später nicht größer werden; er tritt also nicht zutage.

Wir sind imstande, die totale, von einer bestimmten Lichtmenge verursachte Wachstumshemmung zu berechnen, wenn wir dabei die große Periode in Rechnung tragen. Man kann dazu die Oberfläche bestimmen, zwischen punktierten Kurven und gestrichelten Linien, aber auch aus den Tabellen die vermutliche totale Wachstumshemmung ungefähr berechnen. Letzteres habe ich ausgeführt und die gefundenen Werte auf eine Energiemenge von 100 φ umgerechnet. In nächster Tabelle sind neben den so berechneten

Wachstumshemmungen die Zahlen des absoluten Lichtempfindlichkeitsverhältnisses (Tabelle 18) angegeben. Wenn Blaauw's Theorie richtig ist, so müssen die Werte der Wachstumshemmungen derjenigen der Empfindlichkeit, welche aus Krümmungen berechnet sind, proportional sein.

Tabelle 30.

Wellengebiet.	Absolutes Lichtempfindlichkeitsverhältnis.	Von 100 φ wird während 2 Std. die folgende Wachstumsverzögerung (in μ) hervorgerufen:
400—420 $\mu\mu$	416.6	275
420—440 „	519.9	462
440—460 „	597.2	528
460—480 „	617.6	506
480—500 „	117	108
500—530 „	1.05	$\frac{1}{2} \times 120 =$ 60
530—570 „	0.2	$\frac{1}{3} \times 126 =$ 42
570—620 „	0	$\frac{1}{3} \times 48 =$ 12
620—700 „	0.036	$\frac{1}{10} \times \pm 0 =$ 0
700—800 „	0.002	$\frac{1}{30} \times 90 =$ 3

Die Berechnungen können naturlich keine große Genauigkeit beanspruchen, denn wir wissen nicht genau, wie groß das Wachstum im Dunkeln gewesen wäre. Die Ordnung der Zahlen aber muß richtig sein. Ich meine in diesen Ergebnissen eine kräftige Stütze für die Blaauw'sche Theorie gefunden zu haben. Diese Theorie erklärt völlig die von Blaauw gefundenen phototropischen Krümmungserscheinungen im Spektrum.

§ 22. Theoretisches über die Lichtwachstumsreaktion.

Eine bisher immer gefundene und für die Lichtwachstumsreaktion charakteristische Erscheinung war der wellenartige Verlauf der Reaktion. Wenn man aber die Wachstumsreaktionen auf einfarbiges Licht beachtet, speziell die Einzelbeobachtungen in den Tabellen, dann wird es klar sein, daß von einem wellenartigen Ver-

lauf hier nicht die Rede ist. Man könnte die Ursache auf die kleinen Lichtmengen zurückführen; das trifft aber nicht zu, denn auch viel größere Lichtmengen verursachen nur eine Welle, welche höchstens aus einem Wellental und Wellenhügel besteht.

Tabelle 31.

Einfluß größerer Mengen monochromatischen Lichtes auf das Wachstum. Wachstum in μ pro 6 Minuten. Bei ↑ Licht.

Vers.-Nr.	Wellengebiet	Energiemenge	Länge der Pflanzen						Licht ↑
224b	440—460 $\mu\mu$	500 φ	30.5 mm	160	150	160	150	140	
188c	460—480 „	4500 „	36.5 „	170	170	150	160	150	
224a	570—620 „	1000 „	27 „	120	120	130	130	130	
207d	620—700 „	2000 „	33.5 „	120	120	110	110	110	

Vers.-Nr.	Fortsetzung									1 Std.
224b	140	150	140	140	140	130	130	130	130	120
188c	150	140	130	120	110	110	100	110	130	150
224a	140	140	140	130	130	120	120	120	120	110
207d	110	110	100	80	70	70	90	100	100	100

Vers.-Nr.	Fortsetzung									2 Std.
224b	120	120	120	120	120	120	110	120	110	120
188c	160	150	150	160	160	160	160	160	160	160
224a	120	120	130	120	130	140	130	130	130	140
207d	110	100	100	100	110	110	110	100	100	100

Vers.-Nr.	Fortsetzung									3 Std.
224b	120	120	130	140	130	130	140	140	140	140
188c	160	140	130	140	130	130	120	120	120	130
224a	140	130	150	150	150	160	150	160	160	150
207d	100	100	110	110	100	100	100	100	100	100

Diese Tatsache hat mich zu der Theorie veranlaßt, daß die Ursache des wellenartigen Verlaufs nicht, oder wenigstens nicht ausschließlich, in der Pflanze, sondern in der zusammengesetzten Natur des weißen Lichtes gesucht werden muß. Wie oben auseinandergesetzt wurde, besteht 99% des künstlichen weißen Lichtes aus infra-roter Strahlung. Nur 1% hat eine Wellenlänge von 800 $\mu\mu$ und weniger. Die Versuche des 4· Kapitels wurden mit einer Philips „Arga"-Lampe vorgenommen. Die Energieverteilungskurve (26) dieser Lampe im sichtbaren Spektrum, ist folgende:

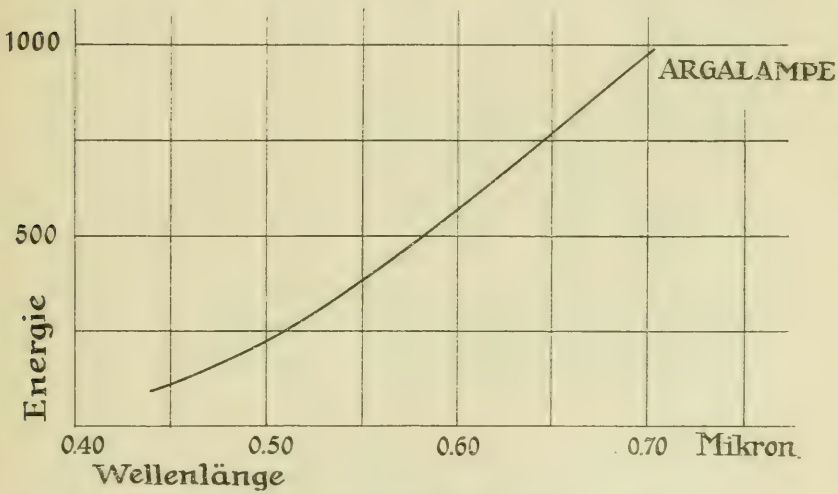


Fig. 14. Energieverteilung einer „Arga"-Lampe.

Im Rot (700 $\mu\mu$) ist die Energie etwa 10× so groß wie im Indigo (450 $\mu\mu$). Das war auch ungefähr das Verhältnis in meinen Versuchen, d. h. 1000 φ (20 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek.) 620—700 $\mu\mu$ gegen 100 φ (2 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek.) 440—460 $\mu\mu$. Von beiden Lichtmengen wird ungefähr zu gleicher Zeit eine Wachstumshemmung hervorgerufen. Die Hemmung auf 620—700 $\mu\mu$ ist aber bald vorüber und wird selbst vielleicht in eine Förderung übergehen, indem die von 440 bis 460 $\mu\mu$ verursachte Hemmung noch anhält, wenn eben die genannte Förderung schon wieder vorüber ist.

Ich habe versucht, auf diese Weise einen künstlichen wellenartigen Wachstumsverlauf mittels Kombination zweier Spektralgebiete herzustellen.

Tabelle 32.

Vers. Nr. **228**. Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°.
Bei ↑ Licht.

a. Belichtung mit 440—460 $\mu\mu$ (315 Sek.) = 500 φ +
(570—620) $\mu\mu$ (290 Sek.) = 1000 φ.
b. „ „ 570—620 $\mu\mu$ (290 Sek.) = 1000 φ.
c. „ „ 440—460 $\mu\mu$ (315 Sek.) = 500 φ.

	Länge	Licht					↑				
a.	27. mm	140	140	140	130	140		140	140	140	130	130
b.	31. „	140	140	140	130	130		130	130	130	130	130
c.	34.5 „	120	120	120	120	120		120	120	110	110	110

	Fortsetzung					1 Std.				
a.	140	130	110	100	130	120	100	110	120	130
b.	130	130	120	120	120	120	110	130	130	120
c.	100	90	90	80	90	110	100	100	100	100

	Fortsetzung					2 Std.				
a.	130	130	130	130	130	130	130	130	140	140
b.	120	120	120	120	120	120	120	120	120	120
c.	100	90	90	90	90	80	80	80	80	80

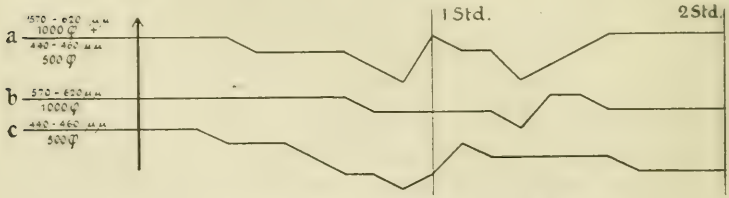


Fig. 15. Kombination zweier verschiedenen Wellenlängen.

Die Sache liegt aber nicht so einfach. Denn die Pflanze ist nicht für einzelne Gebiete des Spektrums empfindlich, sondern für das ganze Spektrum. Ceteris paribus müßten also die für alle Wellenlängen verschiedenen Reaktionen allmählich ineinander überfließen und nur eine Welle aufweisen. Es ist aber eine bekannte Tatsache, daß die Reaktionszeiten für verschiedene Lichtmengen auch verschieden sind. Weil nun im weißem Lichte die Mengen der verschiedenen Spektralgebiete immer stark verschieden sind, werden die Reaktionszeiten auch nicht gleich sein. Zweitens ist die Empfindlichkeit der Pflanze eine andere für die verschiedene Wellenlängen; und schließlich kann man die kurzen Wellenlängen (400 bis 480 $\mu\mu$) als die stark hemmenden den längeren Wellenlängen (480—800 $\mu\mu$ und weiter ins Infra-rot??) als den wenig hemmenden bzw. relativ beschleunigenden gegenüberstellen. Diese Erwägungen entnehmen meiner Theorie viel Hypothetisches, obgleich sie von weiteren Untersuchungen noch begründet werden muß.

Dabei werden insbesondere diejenigen Fälle von Interesse sein, wobei die Belichtungszeit eine große Rolle spielt. So spricht z. B. die Tatsache, daß keine negativen Krümmungen auftreten, wenn die Expositionszeit eine gewisse Grenze überschreitet (cf. Arisz (2) und Bremekamp (13) wenigstens für die Möglichkeit eines solchen Antagonismus.

Frl. Zollikofer (45), S. 294 hat den wellenförmigen Verlauf in der Reizleitung zu erklären gesucht. Die immer nach niedrigeren Regionen fortschreitende Wachstumsreaktion würde immer neue Wellen zutage bringen. Es ist nicht unmöglich, daß auch dieser Vorgang an den wellenförmigen Verlauf mit beteiligt ist; die Kontinuität aber bietet hier noch größere Schwierigkeiten für die Erklärung.

Kapitel VI.

DIE SCHWERKRAFT.

§ 23. Der Klinostat.

Für alle Untersuchungen dieser Arbeit wurde ein neuer Universal-Klinostat nach Van Harreveld (21) benutzt. Die finanziellen Umstände des Instituts machten es vorläufig unmöglich, die speziellen Vorrichtungen, welche Van Harreveld nennt, anzubringen. Deshalb wurde der Klinostat vorläufig auf ein hölzernes Gestell gebracht, und die Vorrichtung für intermittierende Drehung wurde fortgelassen. Der Klinostat konnte also als gewöhnlicher Klinostat benutzt werden.

Die obere Teakholzplatte wurde in einem Stück gelassen, damit die verschiedenen Ablenkungen aus der Vertikalen leicht herzustellen wären.

Der Klinostat bot noch eine Schwierigkeit: Die Achsendicke, welche Van Harreveld angibt, ist nämlich viel zu dünn; die Achse biegt bei schwerer Belastung durch. Mein Auxanometer wiegt 3,5 KG. und mußte mit einem Gegengewicht genau ausbalanciert werden, denn der Klinostat dreht schon bei einer kleinen Ungleichheit der Belastung unregelmäßig. Deshalb wurde die Achse durch eine dickere ersetzt (20 mm).

Eine zweite Schwierigkeit ist die folgende: Es kam vor, daß während der Klinostatenrotation das Wachstum scheinbar eine geringe Periodizität aufwies, welche Periode völlig mit der Rotationszeit übereinstimmte. Wegen der Regelmäßigkeit der Erscheinung wurde anfangs gedacht an ein Durchbiegen gewisser Teile des Auxanometers, welche deshalb verstärkt wurden, bis diese Periodizität einmal plötzlich auftrat bei einer Pflanze, welche schon längere Zeit ein ganz regelmäßiges Wachstum während der Rotation aufgewiesen hatte. Offenbar muß diese Periodizität auf die Tatsache zurückgeführt werden, daß die Pflanze mit ihrer Spitze nicht ganz genau unter der Schraube der Kontaktvorrichtung steht, und außerdem ein wenig (um einige 0,1 μ) in seiner Symmetrieebene durchbiegt. Der Einfluß dieser Periodizität äußert sich nicht auf die vom Zeitsignal gegebenen Werte, wenn man die Zeit dieses Signals der

Rotationszeit gleich macht, denn in der einen Hälfte des Rotationskreises hat die Pflanze selbstverständlich ebensoviel mehr zu wachsen, als in der anderen Hälfte weniger. Glücklicherweise trat diese Erscheinung, welche dem Protokoll seine Zierlichkeit entnimmt, nur ausnahmsweise auf, doch muß ich einigen solchen übrigens wohl gelungenen Versuchen einige Daten entnehmen.

Bevor Wachstumsmessungen bei Horizontalrotationen angestellt wurden, mußte festgestellt werden, ob nicht die bloße Rotation ausreichend war, um eine Wachstumsreaktion hervorzurufen. Dazu wurde auf der vertikalen Achse wiederholt das Wachstum gemessen, bei abwechselnd drehender und still stehender Achse. Es kam dann keine Spur einer Reaktion zutage.

§ 24. Wachstumsmessungen auf dem Klinostaten.

a. Dauerrotation. Es war selbstverständlich, daß sich zuerst die Frage stellte, wie das Wachstum von einer Dauerrotation auf der horizontalen Klinostatenachse beeinflußt wird. Das Resultat dieser Versuche war ganz negativ. Ich gebe hier aus den vielen nur einige willkürlich herausgegriffenen Versuche wieder.

Tabelle 33.

Das Wachstum während Klinostatenrotation in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ wurde die Klinostatenachse horizontal gelegt.

Vers. Nr. 2	Länge der Pflanzen	Rotations-geschwin-digkeit	Vertikal					↑ Horizontal			
168b	24. mm	6 Min.	110	110	110	110	110	110	110	100	100
174a	27. „	6 „	70	70	80	90	90	90	90	80	70
174c	31. „	6 „	100	90	90	90	90	90	90	100	100
177a	26. „	6 „	110	100	110	100	110	120	120	120	120
210a	24. „	12 „	120	120	140	140	150	150	150	150	150
Durch-schnitt	26.5 mm		102	98	106	106	110	112	112	110	108
Durch-schnitt pro Minute			17	16.4	17.6	17.6	18.4	18.6	18.6	18.4	18

Tabelle 33 (Fortsetzung).

Vers. Nr. 2	Fortsetzung		Horizontal			1 Std.
168b	100	100	120	110	110	110
174a	80	70	80	70	80	80
174c	110	100	90	90	90	100
177a	120	120	120	120	120	120
210a	150	150	140	140	130	130
Durchschnitt	112	108	110	106	106	108
Durchschnitt pro Minute	18.6	18	18.4	17.6	17.6	18

Vers. Nr. 2	Fortsetzung		Horizontal							2 Std.
168b	110	130	130	130	110	110	110	100	100	110
174a	80	70	90	80	80	80	80	90	80	80
174c	120	110	120	140	130	130	120	120	110	110
177a	120	120	120	120	120	120	120	120	120	120
210a	140	150	150	140	140	150	160	170	170	170
Durchschnitt	114	116	122	122	116	118	118	120	116	118
Durchschnitt pro Minute	19	19.4	20.4	20.4	19.4	19.6	19.6	20	19.4	19.6

Wenn man die bezügliche Kurve (Fig. 16,A) betrachtet, sieht man daß von einer spezifischen Reaktion nicht die Rede sein kann. DieSchwankungen erheben sich nicht über die Fehlergrenze hinaus. Das Wachstum scheint nur allmählich ein wenig von der Rotation herabgesetzt zu werden, es bleibt ein wenig unter dem gestrichelten Dunkelwert.

b. Kurzdauernde Rotationen. Gegen die an Dauerrotationen gewonnenen negativen Resultate sprachen die von Frl. Zollikofer (45) gefundenen ausgeprägten Wachstumsschwankungen nach kurzdauernden Rotationen. Ich habe ihre Versuche **auf** der Klinostatenachse nachgeprüft.

Die kürzeste Umdrehungsgeschwindigkeit des Klinostaten ist 6 Minuten. Das war also die kleinste mögliche Rotationsdauer.

Tabelle 34.

Klinostatenrotation während 6 Minuten (= 1 Umdrehung). Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ horizontal, ↓ vertikal.

Vers. Nr.	Länge				Vertikal		Hor.	Vert.	
							↑		
168h	38. mm	100	100	90	80	90	80	90	80
170a	29. „	100	100	120	110	120	120	110	110
171	23.5 „	110	110	110	100	100	100	90	110
175b	28.5 „	70	80	80	100	100	100	110	100
176a	18. „	90	90	90	100	100	110	110	110
Durchschnitt	27.5 mm	94	96	98	100	102	102	102	102
Durchschnitt pro Minute		15.8	16	16.4	16.6	17	17	17	17
							↓		

Vers. Nr.	Fortsetzung.				Vertikal			1 Std.			
168h	80	70	70	70	90	100	80	90	90	90	80
170a	120	120	130	120	110	110	100	110	110	110	110
171	110	120	100	100	120	130	120	130	130	130	130
175b	110	100	80	80	90	90	80	80	80	90	100
176a	110	90	100	90	100	110	110	110	110	110	110
Durchschnitt	106	100	96	92	102	108	98	104	104	106	106
Durchschnitt pro Minute	17.6	16.6	16	15.4	17	18	15.8	17.4	17.4	17.6	17.6

Tabelle 34 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung			Vertikal		
						2 Std.
168h	70	80	80	80	80	80
170a	120	110	120	120	120	120
171	130	140	130	140	140	140
175b	100	90	100	90	100	100
176a	100	100	100	110	110	110
Durchschnitt	104	104	106	108	110	110
Durchschnitt pro Minute	17.4	17.4	17.6	18	18.4	18.4

Auch hier (siehe Fig. 16, B) war kaum eine Reaktion merklich. Höchstens wird nach ½ Stunde das Wachstum etwas verzögert.

In derselben Art wurden Versuche mit längeren Rotationen vorgenommen.

Tabelle 35.

Klinostatenrotation während 12 Minuten (= 2 Umdrehungen). Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ⇑ horizontal, ⇓ vertikal.

Vers.-Nr.	Länge	Vertikal					Horiz.		Vertikal
168d	32 mm	130	140	130	130	140	140	140	130
170b	32 „	120	110	110	100	110	110	110	110
173a	38 „	100	120	140	130	140	150	140	130
175a	26 „	80	80	80	80	80	90	80	80
Durchschnitt	32 mm	107	115	115	110	117	120	120	112
Durchschnitt pro Minute		18	19.2	19.2	18.4	19.5	20	20	18.6

Tabelle 35 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Fortsetzung				Vertikal					
								1 Std.		
168d	110	110	140	160	140	150	140	130	140	130
170b	120	120	120	110	110	110	120	110	110	120
173a	130	120	110	100	90	90	100	110	120	110
175a	80	90	70	80	60	80	90	110	130	140
Durchschnitt	110	110	110	112	100	107	112	115	125	125
Durchschnitt pro Minute	18.4	18.4	18.4	18.6	16.6	17.8	18.6	19.2	21	21

Vers. Nr.	Fortsetzung				Vertikal		
							2 Std.
168d	140	130	140	130	130	130	130
170b	110	110	120	120	120	130	120
173a	120	110	100	100	90	100	90
175a	120	120	100	80	70	60	70
Durchschnitt	122	118	112	106	102	105	102
Durchschnitt pro Minute	20.4	19.6	18.6	17.6	17	17.5	17

Tabelle 36.

Klinostatenrotation während 18 Minuten (3 Umdrehungen). Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ horizontal, ↓ vertikal.

Vers.Nr.	Länge	Vertikal					↑ Horizontal		
170c	36 mm	140	150	160	160	170	160	150	150
168a	22 „	50	60	50	60	50	60	60	50
166	30 „	120	120	120	120	120	120	120	110
175	32 „	100	100	100	90	100	100	100	100
Durchschnitt	30 mm	103	107	107	107	110	110	107	110
Durchsch.proMin.		17.2	17.8	17.8	17.8	18.4	18.4	17.8	18.4 ↓

Vers. Nr.	Fortsetzung			Vertikal.					1 Std.
170c	150	150	150	140	140	140	170	170	170
168a	70	60	60	40	60	70	80	110	120
166	110	110	110	110	100	110	110	130	130
175	100	90	100	90	80	70	70	70	90
Durchschnitt	105	103	105	95	95	97	107	120	128
Durchsch.pr.Min	17.5	17.2	17.5	15.5	15.5	16.2	17.8	20	21.4

Vers. Nr.	Fortsetzung							2 Std.
170c	160	170	160	150	150	150	150	140
168a	100	90	100	100	100	100	90	90
166	130	130	140	140	150	130	120	120
175	90	90	90	90	90	90	90	90
Durchschnitt	120	120	122	120	122	117	112	110
Durchsch.pr.Min	20	20	20.4	20	20.4	19.5	18.6	18.4

Tabelle 37.

Klinostatenrotation während 30 Minuten (5 Umdrehungen). Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ horizontal, ↓ vertikal.

Vers.-Nr.	Länge	Vertikal					Horizontal				
178b	32 mm	150	150	140	130	130	140	140	130	140	140
223	31 „	110	120	120	120	120	130	120	120	120	130
Durchschnitt	31.5 mm	130	135	130	125	125	135	130	125	130	135
Durchschnitt pro Minute		21.6	22.5	21.6	20.8	20.8	22.5	21.6	20.8	21.6	22.5

Vers.-Nr.	Fortsetzung Vertikal 1 Std.									
178b	130	130	140	120	90	80	110	130	160	160
223	130	130	120	110	90	90	120	150	160	140
Durchschnitt	130	130	130	115	90	85	115	140	160	170
Durchschnitt pro Minute	21.6	21.6	21.6	19.2	15	16.2	19.5	23.4	26.6	28.4

Vers.-Nr.	Fortsetzung 2 Std.									
178b	160	150	140	130	140	140	130	130	130	140
223	130	130	120	120	120	100	110	110	110	110
Durchschnitt	145	140	130	125	130	120	120	120	120	125
Durchschnitt pro Minute	24.2	23.4	21.6	20.8	21.6	20	20	20	20	20.8

Die Ergebnisse der Tabellen sind in Kurven C, D und E (Fig. 16) eingetragen worden. Schon nach einer Rotation von 12 Minuten ist eine kleine Senkung merklich, welche von einer Hebung gefolgt wird. Deutlicher tritt eine gleiche Reaktion nach einer Rotation von 18 Minuten auf, und besonders schön ist diese nach halbstündiger Rotation. Was springt aber deutlich in die Augen?

Die Wachstumsverzögerung und die darauffolgende Förderung sind zeitlich unabhängig von dem Augenblicke des Horizontallegens der Klinostatenachse. Die Verzögerung hat aber ungefähr ½ Stunde nach der Wiedervertikalstellung der Achse ihr Maximum erreicht, und das Maximum der Förderung fällt ungefähr 1 Stunde nach der Wiedervertikalstellung.

Nach noch länger dauernder Rotation verschwindet die erste Wachstumshemmung allmählich und nach 1-stündiger Rotation tritt nur eine Beschleunigung auf, welche ebenfalls nach ungefähr 1 Stunde ihr Maximum erreicht hat (Fig. 16, F).

Tabelle 38.

Klinostatenrotation während 1 Stunde (10 Umdrehungen). Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ horizontal, ↓ vertikal.

Vers.-Nr.	Länge	Vertikal					Horizontal					
178a	28 mm	150	140	140	140	130	140	140	150	140	140	130
229b	27 „	110	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Durchschnitt	27,5 mm	130	120	120	120	115	120	120	125	120	120	115
Durchschnitt pro Minute		21.6	20	20	20	19.2	20	20	20.8	20	20	19.2

Tabelle 38 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung Horizontal 1 Std.				Vertikal					
178a	140	130	130	130	140	150	140	150	150	150
229b	90	100	90	90	90	90	90	100	100	110
Durchschnitt	115	115	110	110	115	120	115	125	125	130
Durchschnitt pro Minute	19.2	19.2	18.4	18.4	19.2	20	19.2	20.8	20.8	21.6

Vers. Nr.	Fortsetzung 2 Std.				Vertikal					
178a	170	180	170	170	160	150	150	150	140	130
229b	110	120	120	130	120	110	100	100	100	100
Durchschnitt	140	150	145	150	140	130	125	125	120	115
Durchschnitt pro Minute	23.4	25	24.2	25	23.4	21.6	20.8	20.8	20	18.2

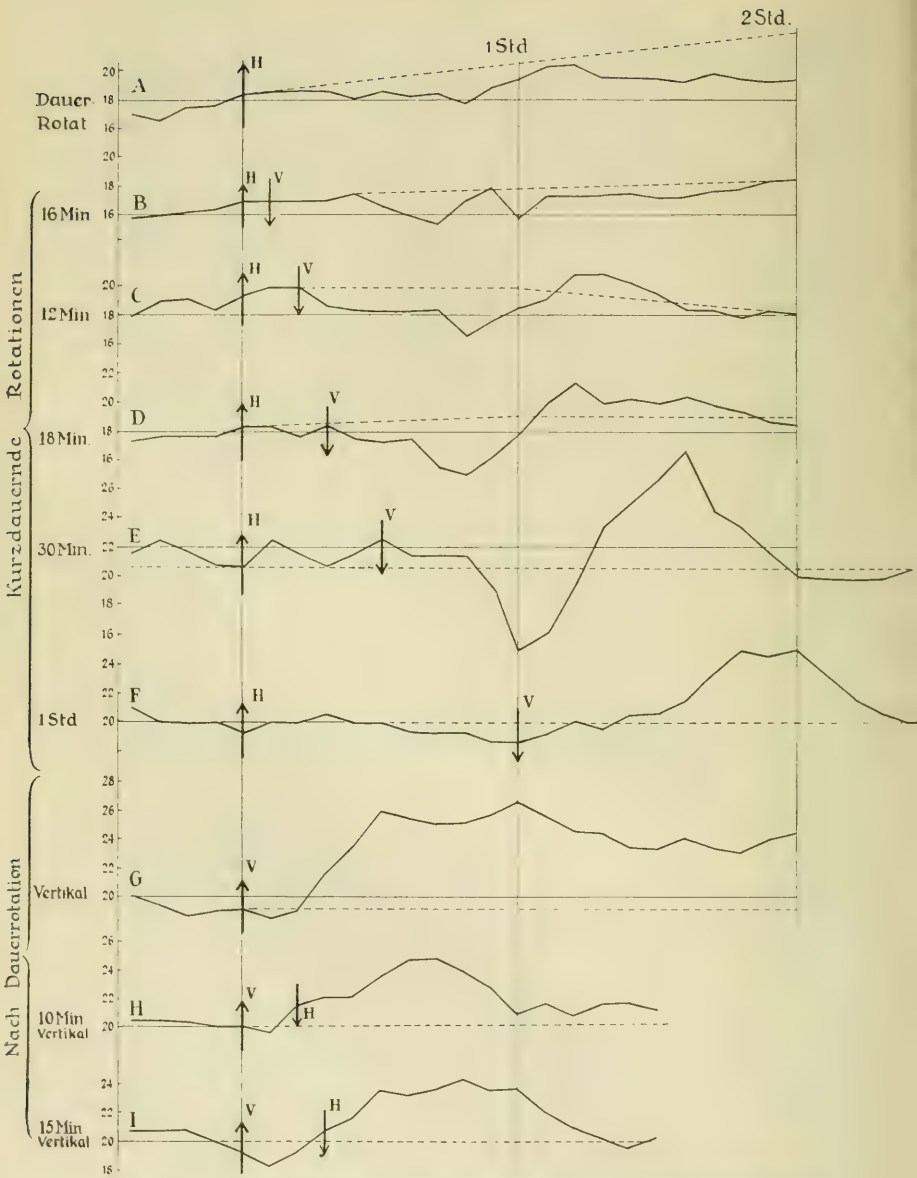


Fig. 16. Das Wachstum während und nach horizontalen Klinostatrotationen. Wachstum in μ pro Minute. H = Achse horizontal, V = vertikal.

c. Vertikalstellung nach Dauerrotation. Nach den besprochenen Versuchen liegt die Vermutung auf der Hand, daß auch nach einer Rotation von längerer Dauer eine Beschleunigung des Wachstums auftreten wird. Tatsächlich ist das der Fall.

Tabelle 39.

Das Wachstum nach einer längeren Klinostatenrotation in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ wurde die Klinostatenachse wieder vertikal gestellt. Rotationsgeschwindigkeit = 6 Minuten.

Vers.-Nr.	Länge der Pflanzen	Rotations-dauer	Horizontal					↑
167b	24 mm	2 Std. 12 Min.	120	110	120	120	120	
168c	28 „	3 Std. 36 Min.	130	130	130	120	120	
169b	30 „	3 Std.	140	140	130	130	130	
174d	34 „	4 Std.	80	80	70	80	80	
177b	29 „	2 Std. 36 Min.	130	120	110	120	120	
Durchschnitt	31 mm		120	116	112	114	114	
Durchschnitt pro Minute			20	19.4	18.5	19	19	

Vers.-Nr.	Fortsetzung				Vertikal					1 Std.
167b	120	130	140	160	170	170	170	160	150	160
168c	120	120	130	150	190	170	160	150	150	150
169b	130	140	180	180	210	210	210	200	170	170
174d	70	80	80	90	90	80	80	100	130	130
177b	11	100	120	120	120	130	130	140	170	190
Durchschnitt	110	114	130	140	156	152	150	150	154	160
Durchschnitt pro Minute	18.4	19	21.6	23.4	26	25.4	25	25	25.6	26.6

Tabelle 39 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung				Vertikal					2 Std.
167b	160	150	150	150	170	170	170	160	160	160
168c	160	140	150	140	130	130	140	130	130	140
169b	150	160	160	140	140	160	150	150	170	170
174d	140	130	130	120	120	110	110	130	130	130
177b	160	160	150	150	140	150	130	120	130	130
Durchschnitt	154	148	148	140	140	144	140	138	144	146
Durchschnitt pro Minute	25.6	24.6	24.6	23.4	23.4	24	23.4	23	24	24.4

Das von der Dauerrotation allmählich ziemlich stark herabgesetzte Wachstum steigt nach 12 Minuten rasch heran und erreicht nach etwa 1 Stunde ihr Maximum (siehe Fig. 16, G). Auch nach dieser Beschleunigung bleiben die Wachstumswerte höher als während der Rotation; es hat den Anschein, als ob die Wachstumsgeschwindigkeit wieder schnell auf den normalen Dunkelwachstumswert zurückeilt.

d. Die horizontale Rotation von einer kurzen Vertikalstellung unterbrochen. Aus dem Vorangehenden hat sich mit Sicherheit herausgestellt, daß die vertikale Lage eine spezifische Schwerewachstumsreaktion hervorruft. Um dieses Ergebnis noch weiter zu begründen, habe ich einige Versuche angestellt, wobei die horizontale Dauerrotation während kurzer Zeit von einem Aufenthalt in der Vertikallage unterbrochen wurde. Es trat alsdann eine schöne Reaktion zutage, welche ebenfalls eine Beschleunigung aufweist, welcher eine geringe Verzögerung vorangeht (siehe Fig. 16, H u. J).

Tabelle 40.

Die Klinostatenrotation von einer 10 Minuten dauernden Vertikalstellung unterbrochen. Wachstum in μ pro 6 Minuten. Rotationsgeschwindigkeit 12 Minuten. Temp. 20°. Bei ↓ vertikal, ↑ horizontal.

Vers.-Nr.	Dauer der vorangehenden Rotation	Länge der Pflanzen	Horizontal				
210b	1 Std. 24 Min.	27.5 mm	170	170	170	170	170 ↑
213b	2 Std.	29. „	130	130	120	120	120
215b	1 Std. 36 Min.	27. „	140	140	140	140	150
216b	1 Std. 24 Min.	24. „	100	100	100	90	90
219b	2 Std.	26. „	80	80	80	80	70
Durchschnitt		26.5 mm	124	124	122	120	120
Durchschnitt pro Minute			20.6	20.6	20.4	20	20

Vers.-Nr.	Vertikal		Fortsetzung		Horizontal				
210b	150	150	160	150	160	170	170	170	170
213b	130	150	150	150	160	160	160	130	120
215b	150	160	160	160	160	160	170	180	160
216b	90	110	130	130	140	150	140	120	110
219b	70	70	60	70	80	90	100	100	120
Durchschnitt	118	128	132	132	140	146	146	140	136
Durchschnitt pro Minute	19.6	21.4 ↓	22	22	23.4	24.4	24.4	23.4	22.6

Tabelle 40 (Fortsetzung).

Vers.-Nr.	Fortsetzung 1 Std.	Horizontal				
210b	180	180	180	190	200	180
213b	130	130	120	120	120	120
215b	150	140	130	130	130	130
216b	100	100	90	100	90	100
219b	100	100	100	100	100	100
Durchschnitt	122	130	122	128	128	126
Durchschnitt pro Minute	20.4	21.6	20.4	21.4	21.4	21

Tabelle 41.

Die Klinostatenrotation von einer 15 Minuten dauernden Vertikalstellung unterbrochen. Wachstum in μ pro 6 Minuten. Rotationsgeschwindigkeit 12 Minuten. Temp. 20°.
Bei ↑ vertikal, ↓ horizontal.

Vers. Nr.	Dauer der vorangehenden Rotation	Länge der Pflanzen	Horizontal				↑
215d	1 Std. 36 Min.	29.5 mm	120	120	130	120	120
217b	1 Std. 36 Min.	29. „	130	130	120	120	110
Durchschnitt		29.25 mm	125	125	125	120	115
Durchschnitt pro Minute			20.8	20.8	20.8	20	19.2

Tabelle 41 (Fortsetzung).

Vers. Nr.	Vertikal			Fortsetzung Horizontal 1 Std.					
215d	110	110	112	130	130	140	150	160	150
217b	110	100	130	130	150	130	130	130	130
Durchschnitt	110	105	125	130	140	135	140	145	140
Durchschnitt pro Minute	18.4	19.2	20.8	21.6	23.4	22.5	23.4	24.2	23.4

Vers. Nr.	Fortsetzung Horizontal 2 Std.						
215d	140	130	130	120	120	120	
217b	112	120	110	110	100	110	
Durchschnitt	142	125	120	115	110	115	
Durchschnitt pro Minute	23.6	20.8	20	19.2	18.4	19.2	

Schon nach 12 Minuten fängt die Förderung des Wachstums an, sie erreicht einen nicht so hohen Wert, als bei fortwährendem Aufenthalt in der Vertikallage, und auch das Maximum wird desto früher erreicht, je kürzer der Aufenthalt in der Vertikalstellung gewesen ist.

§ 25. Diskussion der Ergebnisse.

Wenn wir auf frühere Untersuchungen zurückgreifen, kann man die hier gewonnenen Resultate recht überraschend nennen.

Als sicher hat sich herausgestellt, daß in der Längsrichtung einwirkende Schwerkraft das Wachstum fördert und daß das Wachstum bei einer horizontalen Klinostatenrotation keine Reaktion aufweist.

Die zweite Folgerung ist unstimmig mit den Resultaten von Frl. Zollikofer (45), welche selbst nach sehr kurzen Klinostatenrotationen schon Wachstumsschwankungen feststellen konnte. Es scheint mir aber wahrscheinlich, daß die besonders ausgeprägten Wachstumsschwankungen Unregelmäßigkeiten des Wachstums sind, welche in den notwendigen Manipulationen ihren Grund finden. Nur in einigen Versuchen (z. B. auf S. 255, Kurve C) hat das Reaktionsbild viel Ähnlichkeit mit dem Meinigen. Daß Frl. Zollikofer die Schwankungen der Rotation selbst und nicht der darauffolgenden Vertikalstellung zuschrieb, war selbstverständlich, weil sie das Wachstum nicht während der Rotation messen konnte.

Nach meinen Versuchen ist es auch verständlich, daß ihre Versuche mit längseinwirkenden Kräften eine Beschleunigung aufweisen, während man aus den Ergebnissen von Frau Romell-Riss (29) eine Hemmung erwartet hätte.

Die normal vertikal stehende Pflanze ist der Einwirkung der Wachstumsfördernden Längskraft angepaßt. Eine kurze Eliminierung dieser Kraft durch horizontale Klinostatenrotation genügt um aufs Neue bei nachheriger Vertikalstellung eine Reaktion hervorzurufen.

Wenn man aber nur während einer halben Stunde oder kürzer die Längskraft aufhebt, ist die Nachwirkung der ersten vertikalen Lage noch nicht völlig ausgeglichen. Dies läßt sich folgern aus der noch nicht aufs Maximale gesteigerten Förderung, welcher eine erhebliche Hemmung vorangeht. Nach einer längeren horizontalen Rotation ist offenbar der Einfluß der normalen vertikalen Lage abgeklungen, und es tritt die reine Wachstumsförderung nach dem Wiedervertikalstellen hervor. Auch die Versuche, zu denen die horizontale Rotation von einem kurzdauernden Aufenthalt in der Vertikallage unterbrochen wurde, zeigen eine deutliche Reaktion auf die Längskraft.

Es ist nun sehr interessant, daß Frl. Zollikofer auch eine Wachstumsförderung feststellte für invers angreifende Längskräfte. Daß sich in viel späteren Stunden eine Wachstumshemmung aus den Wachstumswerten berechnen ließ, sagt, meines Erachtens, nichts

über die Reaktionen aus, denn die Lage der großen Periode war nicht genügend bekannt. Man kann sich vorstellen, daß in der inversen Lage, die Einwirkung der normalen Längskraft, ebenso wie auf der horizontalen Klinostatenachse eliminiert ist. Wenn der Aufenthalt in der Inverslage nur von genügend langer Dauer ist, wird auf die Wiedervertikalstellung in die normale Lage eine Reaktion folgen. Weil aber auch der Aufenthalt in der Inverslage an sich schon eine Reaktion hervorruft, können die Sachen recht kompliziert werden. Die deutlichen wiederholten Beschleunigungswellen, welche Frl. Zollikofer nach längerem Aufenthalt in der Inverslage feststellte (vergl. l. c. Tabellen 32 u. 33, S. 283) können auf dieser Weise eine Erklärung finden.

Jedenfalls können wir schließen, daß von einer in normaler oder inverser Längsrichtung einwirkenden Schwerkraft eine Wachstumsfördernde Reaktion hervorgerufen wird.

Vielleicht muß diese Reaktion auf eine Druckwirkung zurückgeführt werden, wobei es für die Reaktion gleichgültig ist, ob der Druck in normaler oder inverser Lage arbeitet.

§ 26. Besteht eine Beziehung zwischen der Schwerewachstumsreaktion und dem Geotropismus?

Kehren wir zu der Arbeit von Frau Romell-Riss (29) zurück. Sie hat festgestellt, daß eine allseitige, quer angreifende Reizung die geotropische Reaktion auf einseitige Reizung nicht beeinflußt. Da die geotropische Krümmung eine Wachstumserscheinung ist, steht dies mit meinen Resultaten in bestem Einklang. Denn das Wachstum wird von einer horizontalen Klinostatenrotation nicht beeinflußt.

Eine in die Längsrichtung angreifende Schwerereizung aber hemmt die Reaktion auf eine vorangehende oder nachträgliche einseitige Querreizung. Frau Romell-Riss hat dabei nur das Verhalten der geotropischen Reizbarkeit studiert und nicht das Wachstum. Und jetzt wird von mir eine beschleunigende Wirkung der Längskraft auf das Wachstum nachgewiesen! Scheinbar stehen

diese Resultate miteinander im Widerspruch und hat die Schwerewachstumsreaktion also nichts mit dem Geotropismus gemeinsam. Man muß aber beachten, daß Frau Romell-Riss nur mit Keim**wurzeln** von *Lupinus* gearbeitet hat. Die einzelnen Versuche mit Hypokotylen wurden nicht veröffentlicht. Man hat immer die von ihr für **Wurzeln** gefundene hemmende Wirkung der Längskomponente ohne weiteres auf **Stengel** und **Koleoptile** übertragen!

Ich meine in der von Frau Romell-Riss festgestellten hemmenden Wirkung der Längskomponente für Wurzeln und in der von mir gefundenen Wachstumsförderung für Koleoptile die Erklärung des positiven und negativen Geotropismus suchen zu müssen. Leider hatte ich keine Apparate zur Verfügung, um die Versuche von Frau Romell-Riss mit *Avena*-Koleoptilen zu wiederholen; mein Apparat ist jetzt nicht ohne weiteres für Wachstumsmessungen an Wurzeln verwendbar.

Vergleichen wir aber einmal, nur um eine Arbeitshypothese zu haben, das pflanzliche Organ, bzw. die Zelle, mit einem verschlossenen Reagenzrohr, worin sich eine Wasserschicht befindet. Sowohl in aufrechter wie in inverser vertikalen Lage übt das Wasser auf die Längswände einen Druck aus, welcher, wenn er nur genügend lange anhält, das Wachstum der Koleoptile fördert und dasjenige der Wurzeln herabsetzt. Legt man jetzt das Rohr horizontal, so wird der Druck einseitig auf die untere Längswand ausgeübt. Aus dem hiervon bei Koleoptilen geförderten Wachstum wird die negativ geotropische Krümmung resultieren, bei Wurzeln wird das Wachstum einseitig gehemmt, und es erfolgt die positive Krümmung.

Obgleich die von Small (38) angestellten Versuche um seine Theorie des Geotropismus zu erklären nicht sehr beweisend sind, und seine Theorie außerdem aus sehr vielen rein hypothetischen Darlegungen aufgebaut ist, steht sie doch mit den von mir gefundenen Wachstumserscheinungen nicht im Widerspruch. Als Arbeitshypothese kann seine Theorie wenigstens gute Dienste leisten. Ob sie aber richtig ist, läßt sich nur an Versuchen, welche für die Pflanzen nicht schädigend sind, zeigen.

Für weitere theoretische Erwägungen verweise ich auf die schönen Auseinandersetzungen von Frl. Zollikofer (45).

Wenn man in dieser Richtung die Erklärung des Geotropismus suchen will, so ist es deutlich, daß die Entscheidung zwischen Längs- und Querkomponente der Schwerkraft nur rein willkürlich ist. Beide sind auf die gleiche Erscheinung zurückzuführen. Je kleiner die Längskomponente, um so weniger wird das Wachstum allseitig gefördert und um so mehr tritt eine einseitige Wachstumsreaktion auf. Die ganze Theorie muß von weiteren Versuchen begründet werden, wobei das Sinusgesetz und die Drehung am intermittierenden Klinostaten wichtige Dienste leisten können. Nur will ich noch hervorheben, daß, falls meine Theorie richtig ist, man in denjenigen Versuchen, wobei eine horizontale Dauerrotation von einem kurzen Aufenthalt in der Vertikallage unterbrochen wird, Wachstumsreaktionen zurückfinden muß, die am besten vergleichbar sind mit Krümmungsreaktionen bei Pflanzen, die während einer horizontalen Rotation ebenfalls einige Zeit einseitig horizontal gereizt werden. Frl. Zollikofer hat das Wachstum nach einseitiger Reizung gemessen, ohne daß dabei Klinostatenrotation verwendet wurde (l.c. S. 255). Nichtsdestoweniger haben ihre Wachstumsreaktionen eine gewisse Ähnlichkeit mit den meinigen (cf. Fig. 16, H u. I).

§ 27. Bemerkungen zur Klinostatentheorie.

Schon in Kapitel II und IV habe ich diskutiert, daß aus theoretischen Gründen nur infolge einer „Reizung" eine Wachstumsreaktion hervortreten kann. Umgekehrt kann das Ausbleiben einer Reaktion uns darauf schließen lassen, daß die Pflanze nicht „gereizt" wurde. Ich habe oben gezeigt, daß, wie schon Pfeffer (28) vermutete, die vertikale Stellung für das Wachstum der Pflanze keineswegs eine „reizlose" Lage ist.

Von der Klinostatenrotation aber kann keine Wachstumsreaktion hervorgerufen werden: das Wachstum wird also auf dem Klinostaten nicht „gereizt".

Ich habe mich mit Absicht vorsichtig ausgesprochen. Denn nur

wenn meine Theorie des Geotropismus richtig ist, darf der obige Satz auf das geotropische Verhalten übertragen werden.

Es ist mir aber sehr wahrscheinlich, daß die Czapek'sche (16) Klinostatentheorie richtig ist und daß die Schwerkraft auf der horizontalen Klinostatenachse nicht perzipiert wird, allerdings unter der Voraussetzung, daß die Umdrehungsgeschwindigkeit nicht zu klein ist, d. h. daß die auf allen Seiten abwechselnd einwirkende Druckwirkung zu kurz währt, um summiert und schließlich perzipiert zu werden. Bei sehr langsamer Umdrehung und intermittierenden Rotationen aber muß eine ausgeprägte Wachstumsreaktion (für Koleoptile eine Beschleunigung) auftreten. Diese Frage werden weitere Untersuchungen entscheiden müssen.

Kurz will ich noch die von Bremekamp (11) festgestellten, aber später (14) S. 424, wieder geleugneten, geotropischen Stimmungsänderungen erwähnen. Es sollte nämlich eine geotropische Reaktion, nach einer horizontalen Rotation induziert, kräftiger sein als eine solche ohne vorangehende Rotation. Daß dieses tatsächlich nur teilweise richtig ist, zeigen folgende Versuche.

Tabelle 42.

A. 12 vertikal stehende Pflanzen

11 auf der horizontalen Klinostatenachse rotierende Pflanzen (während 3 Std.)

Geotropische Reizung während 10 Minuten.
Sämtliche Pflanzen auf die horizontale Klinostatenachse.
Nach 1 Stunde wurden die Krümmungen aufgenommen; durchschnittlich:

1,3 mm

1,2 mm

Tabelle 42 (Fortsetzung).

B. 11 vertikal stehende Pflanzen. 10 auf der horizontalen Klinostatenachse rotierende Pflanzen (während 3 Std.)

Geotropische Reizung während 10 Minuten.
Sämtliche Pflanzen wurden vertikal gestellt.
Nach 50 Minuten wurden die Krümmungen aufgenommen; durchschn.:

1,2 mm. 1,8 mm.

Wenn sämtliche Pflanzen die Reaktionszeit auf der horizontalen Klinostatenachse zubringen, fallen die Krümmungen alle ebenso kräftig aus. Wenn man aber nach der Reizung alle Pflanzen vertikal stellt, ist die Krümmung derjenigen, welche zuvor horizontal rotiert wurden, erheblich kräftiger. Diese Tatsache kann nur eine Erklärung finden in der Wachstumsbeschleunigung, welche auftritt, wenn die Pflanzen nach der horizontalen Rotation wieder vertikal gestellt werden.

Weil die kräftigere Reaktion hier offenbar einem schnelleren Wachstum zugeschrieben werden muß, haben wir hier ein deutliches Beispiel, daß die „Stimmungsänderungen" nicht nur in den „Perzeptionsvorgängen", sondern auch in den Reaktionen ihre Erklärung finden können (Blaauw's Theorie).

Kapitel VII.

LICHT UND SCHWERKRAFT.

§ 28. Allgemeines.

Am Schluß dieser Arbeit möchte ich noch einige Bemerkungen niederschreiben über den kombinierten Einfluß des Lichtes und der Schwerkraft auf das Wachstum.

Es ist ein großes Verdienst Bremekamp's (11 u. 14), viele Daten geliefert zu haben über die Kombination und Kompensation von Licht und Schwerkraftreizung. Die an Krümmungen gewonnenen Daten liefern uns das Endbild der beiden einseitig induzierten, einander entgegenwirkenden oder verstärkenden Wachstumsreaktionen.

Und doch sind beide Wachstumsreaktionen wesentlich verschieden. Die Lichtwachstumsreaktion weist nach ungefähr 35 Minuten ihr erstes Minimum auf. Das Wachstum der Vorderseite ist dann bei einseitiger Belichtung demjenigen der ebenfalls belichteten Hinterseite gegenüber so wenig stark herabgesetzt, daß man noch keine Krümmung feststellen kann. Die makroskopisch sichtbare Krümmung wird offenbar allmählich von der, nach dem Minimum noch lange anhaltenden, Wachstumshemmung verursacht und nimmt auf dem Klinostaten noch stundenlang zu.

Die Schwerewachstumsreaktion aber — und ich meine hier speziell diejenige, welche einer kurzen Vertikalstellung zwischen zwei horizontalen Rotationen erfolgt —, gibt eine rasche Wachstumsförderung, welche ebenfalls nach ungefähr 35—45 Minuten ihr Maximum erreicht. In der ersten Stunde aber ist die ganze Reaktion vorüber; es hat ebenfalls die Krümmung nach einseitiger Reizung ihr Maximum erreicht.

Daß bei der geotropischen Reaktion die Krümmung eher sichtbar wird, läßt sich vielleicht darin erklären, daß man annimmt (cf. S. 123) daß nur die Unterseite in ihrem Wachstum eine Reaktion (Beschleunigung) erfährt, während beim Phototropismus nur aus der kräftigeren Lichtwachstumsreaktion einer der beiden Seiten die Krümmung resultieren kann. Um also die Krümmungen richtig bewerten zu können, die gewonnen wurden durch miteinander kombinierte oder einander kompensierende Reizungen, müssen einige Fragen über die Wachstumsreaktionen beantwortet werden.

§.29. Die Lichtwachstumsreaktion auf dem Klinostaten.

Zur Entscheidung der Frage, inwieweit die Licht- und die Schwerewachstumsreaktion einander beeinflussen können, eignet sich am besten die Feststellung der Lichtwachstumsreaktion:

a. bei der normal vertikalstehenden Pflanze, welche der Einwirkung der Längskomponente angepaßt ist;
b. bei der horizontal rotierenden Pflanze, wobei die Längskomponente ausgeschaltet worden ist und deren Wachstum nicht von der allseitig quer angreifenden Schwerkraft beeinflußt wird;
c. bei der Pflanze, welche nach einer horizontalen Rotation wieder vertikal gestellt wird und wobei die charakteristische Wachstumsförderung auftritt.

Tabelle 43.

Die Wachstumsreaktion auf 50 $\varphi = 1$ $^{Erg}/_{cM^2}$ Sek. Licht von 420—440 $\mu\mu$.

a. bei der normal, vertikal stehenden Pflanze.
b. bei der auf der horizontalen Klinostatenachse rotierenden Pflanze.
c. bei der aus der horizontalen Lage wieder aufrechtgestellten

Pflanze (im Momente der Vertikalstellung allseitig belichtet). Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ Licht.

Vers. Nr. 186	Länge						↑				
a.	31 mm	100	100	100	100	100		100	110	100	100	90
b.	34 „	130	130	130	130	130		130	130	130	130	110
c.	37 „	110	110	110	110	120		110	110	100	100	80

	Fortsetzung						1 Std.					
a.	80	80	70	70	80	100	100	100	110	130	140	140
b.	110	100	100	100	100	110	110	110	110	110	120	110
c.	70	70	80	120	150	140	130	120	120	120	120	120

	Fortsetzung				2 Std.			
a.	140	140	140	140	130	130	130	130
b.	120	120	120	110	110	110	110	120
c.	120	120	120	110	110	110	110	110

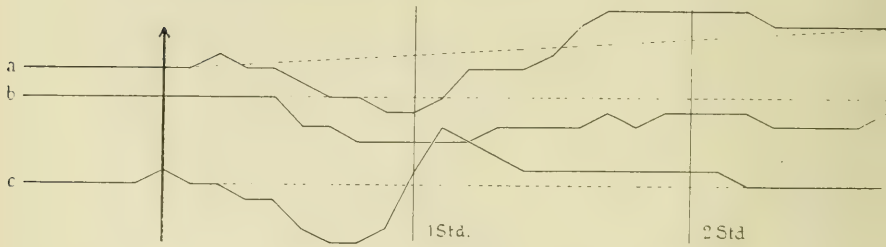


Fig. 17. Das Wachstum pro Minute einer mit 1 $^{Ergs}/_{cm^2}$ Sek. 420—440 $\mu\mu$ belichteten Pflanze a. bei der vertikal stehenden Pflanze, b. bei der horizontal rotierenden Pflanze, c. bei der am Augenblicke der Wiedervertikalstellung belichteten Pflanze.

Um jede Komplikation auszuschalten, wurde eine winzig kleine Lichtmenge benutzt. Es ist klar, daß die Reaktion auch während der horizontalen Klinostatenrotation normal stattfindet. Nach der Licht-

reaktion, steigt das Wachstum nicht mehr heran, weil es infolge der Rotation inzwischen ein wenig herabgesetzt worden ist (siehe S. 104).

Nach der Wiedervertikalstellung treten beide Reaktionen deutlich getrennt auf; erst die hemmende Lichtreaktion und unmittelbar darauf die fördernde Schwerereaktion.

Beide Wachstumsreaktionen sind also völlig unabhängig voneinander.

§ 30. Können die beiden Wachstumsreaktionen einander kompensieren?

Wenn in diesem Paragraph von der Schwerewachstumsreaktion gesprochen wird, meine ich die meist charakteristische, d. h. diejenige, welche nach kurzem Aufenthalt in der Vertikallage zwischen zwei horizontalen Rotationen auftritt.

Wie schon betont wurde, hat sich die hierauf folgende Wachstumsförderung in einer Stunde vollzogen. Wenn wir diese Reaktion mit einer Lichtmenge kompensieren wollen, d. h. wenn wir das Wachstum geradlinig verlaufen lassen wollen, so stoßen wir auf große Schwierigkeiten. Denn es wird nicht möglich sein, die späteren Reaktionswellen des weißen Lichtes zu unterdrücken. Mit einfarbigem Lichte von kurzer Wellenlänge (z. B. 460—480 $\mu\mu$) wird das Verzögerungsmaximum vielleicht die Schwerereaktion aufheben, aber das Anhalten der Verzögerung wird nach ungefähr 1 Stunde dennoch zutage treten, wie aus Tabelle 44 hervorgeht.

Tabelle 44.

Vers. Nr. 229. f. Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑ wurde die horizontal rotierende Pflanze während 10 Minuten vertikal gestellt und mit 200 φ (= 4 $^{\text{Ergs}}/_{\text{cM}^2}$ Sek.) 460—480 $\mu\mu$ bestrahlt:

Länge	Horizontal					Vert.		Horizontal							1 Std.
31 mm	90	90	90	90	90	↑ 90	90 ↓	90	80	80	80	80	80	80	80

Tabelle 44 (Fortsetzung).

Fortsetzung										Horizontal				
										2 Std.				
80	80	90	80	80	80	90	90	90	90	90	90	100	90	100

Nur mit Licht einer größeren Wellenlänge (z. B. 700—800 $\mu\mu$) wird, wenn eine große Lichtmenge benutzt wird, eine vollständige Kompensation erreicht werden können (Tabelle 45 und Fig. 18).

Tabelle 45.

Vers. Nr. 231. Wachstum in μ pro 6 Minuten. Temp. 20°. Bei ↑:
a. belichtet mit 700—800 $\mu\mu$ (135 Sek.) = 3000 φ.
b. 10 Minuten zwischen zwei Dauerrotationen vertikal gestellt.
c. die Kombination von **a** und **b**.

	Länge	Horizontal						Horizontal		
a.	31. mm	150	150	150	150	150	↑	150	150	140
b.	38. „	140	130	130	130	130		130	120	120
c.	34.5 „	120	130	120	130	120		120	120	↓ 120

	Fortsetzung										
							1 Std.				
a.	130	130	120	130	130	140	140	140	140	130	120
b.	120	130	140	130	130	130	130	130	130	120	120
c.	120	120	120	120	120	120	130	130	130	130	130

	Fortsetzung					
				2 Std.		
a.	130	130	130	120	120	120
b.	110	100	110	110	100	110
c.	120	130	140	130	130	130

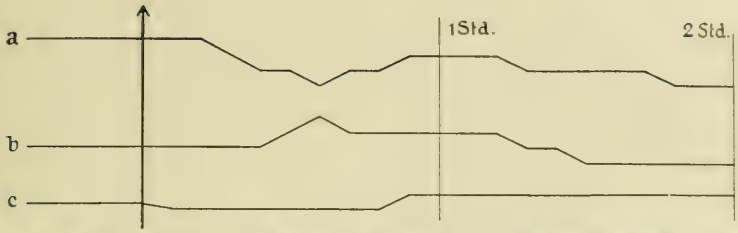


Fig. 18. Das Wachstum einer Pflanze, welche bei a. mit 3000 φ (60 $^{Ergs}/_{cm^2}$ Sek.) von 700—800 $\mu\mu$ belichtet und b. 10 Minuten zwischen zwei Rotationen vertikal gestellt wurde. c. Die Kombination von a und b.

Aus dem obigen geht hervor, daß nur unter sehr speziellen Umständen die Kompensation der beiden Wachstumsreaktionen möglich ist. Alle bisher an Krümmungen gewonnenen Resultate beziehen sich auf gewisse Stadien zweier Reaktionen, wobei aber die einzelnen Vorgänge nicht zutage treten.

Daß aber doch die Krümmungsversuche ausgezeichnete Dienste leisten können, habe ich schon öfters betont. Es schien mir nur erwünscht, einige zusammenhängende Bilder der beiden Wachstumsreaktionen vorzuführen, welche vielleicht neue Wege für weitere Forschungen zeigen können.

ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUSS.

Eine neue Methode für die Selbstregistrierung des Wachstums wird in Kapitel I beschrieben. Diese Methode bietet unter anderen die folgenden Vorteile:

1. sie ermöglicht die Wachstumsmessung in vollständiger Finsternis;
2. auch während Klinostatenrotation findet die Registrierung statt;
3. nur das Auxanometer befindet sich im Versuchszimmer; die Registrierung kann in einem willkürlichen Zimmer vor sich gehen.

Der Wachstumsverlauf von *Avena*-Koleoptilen wurde im Dunkeln bestimmt. Es hat sich herausgestellt, daß die große Periode des Wachstums erreicht wird, bei einer Koleoptilen-Länge von 31 bis 37 mm, durchschnittlich bei 34 mm (S. 43).

Das erste grüne Blatt erwies sich als nicht lichtempfindlich; sogar Dauerbelichtung mit 90 MK beeinflußte das Wachstum dieses Blattes nicht (S. 46).

Die Anpassung des Koleoptils an eine Dauerbelichtung mit 90 MK wurde untersucht. Nach einer 5-stündigen Belichtung ist die Anpassung noch nicht ganz erreicht (S. 57).

Wenn man nach einer Dauerbelichtung wieder verdunkelt, so setzen sich die Wellen der Lichtwachstumsreaktion noch während einiger Zeit fort, bis das Wachstum schließlich konstant wird. Das Wachstum wird von einer Dauerbelichtung stark herabgesetzt und steigt nach der Belichtung im Dunkeln nur sehr allmählich um ein weniges heran (S. 58). Eine Dunkelwachstumsreaktion tritt also

nicht auf. Auch an Nachbelichtungen phototropisch gekrümmter Koleoptilen wurde gezeigt, daß für die Anpassungserscheinungen Blaauw's Theorie zutrifft (S. 63). Infolge Dauerbelichtung gekrümmte Koleoptile strecken sich im Dunkeln auf der horizontalen Klinostatenachse nicht wieder gerade; auch hier war also keine Dunkelwachstumsreaktion merklich (S. 65).

Während das Wachstum nach einer Dauerbelichtung im Dunkeln stark herabgesetzt bleibt, kehrt die ursprüngliche Lichtempfindlichkeit wieder zurück; diese hat sich nach einigen Stunden wiederhergestellt (S. 69).

An Krümmungsversuchen mit einfarbigem Lichte wurden Daten gewonnen, welche, nach Anwendung der Gesetze:

1. daß die eben merkliche Krümmung von einer bestimmten Lichtmenge verursacht wird (Blaauw (3) und
2. daß die Krümmung, in gewissen Grenzen, der zugeführten Lichtmenge proportional ist (Arisz) (1),

sehr schön mit Blaauw's (3) Untersuchungen stimmen (S. 79).

Das einfarbige Licht wird nicht in MKS, sondern in $^{Ergs}/_{cm^2}$ Sek. angegeben (S. 75).

Bei allseitigen Belichtungen treten in allen Wellengebieten des sichtbaren Spektrums Wachstumsreaktionen auf. Die Wellenlängen, kürzer als 480 $\mu\mu$ erzeugen schon bei 2 $^{Ergs}/_{cm^2}$ Sek. lange anhaltende Wachstumsverzögerungen, während die längeren Wellenlängen erst bei viel größeren Lichtmengen eine Reaktion hervorrufen, welche sich ebenfalls in einer Wachstumshemmung äußert. Diese Hemmung ist aber nur von kurzer Dauer (S. 96).

Die starken phototropischen Krümmungen, welche von den kürzeren Wellenlängen erzeugt werden, müssen in der lange anhaltenden Wachstumsverzögerung ihre Erklärung finden (S. 96).

Wenn man die gesamte Wachstumsverzögerung, welche von einer bestimmten Lichtmenge hervorgerufen wird, bestimmt, bekommt man Zahlen, welche denjenigen des Lichtempfindlichkeitsverhältnisses proportional sind. Hierin liegt eine kräftige Stütze für Blaauw's Theorie (S. 97).

Weiterhin haben die von einfarbigem Lichte erzeugten Reaktionen

keinen wellenartigen Verlauf. Die Möglichkeit wird eröffnet, den wellenartigen Verlauf der Lichtwachstumsreaktion — wenigstens zum Teile — auf die zusammengesetzte Natur des weißen Lichtes zurückzuführen (S. 99).

Das Wachstum erfährt infolge einer horizontalen Klinostatenrotation keine Wachstumsreaktion (S. 104).

Wenn man nach horizontalen Rotationen von 12 Minuten und länger die Pflanze wieder vertikal stellt, tritt eine wachstumsbeschleunigende Reaktion auf, welche erst nach 1-stündiger Rotation in voller Ausbildung zutage tritt (S. 110).

Auch ein kurzer Aufenthalt in der Vertikallage zwischen zwei horizontalen Rotationen erzeugt eine typische Wachstumsreaktion (S. 114).

Die in der Längsrichtung einwirkende Schwerkraft fördert also das Wachstum der Koleoptilen (S. 117).

Aus den Untersuchungen von Frau Romell-Riß (29) und meinen Befunden läßt sich eine Theorie aufstellen, welche die Schwerewachstumsreaktion mit dem Geotropismus in Beziehung bringt (S. 120).

Wenn diese Theorie richtig ist, trifft die Czapek'sche (16) Klinostatentheorie zu (S. 121). Weitere Untersuchungen müssen die Frage beantworten.

Einige Untersuchungen haben erwiesen, daß die Schwere- und die Licht-Wachstumsreaktionen völlig von einander unabhängig sind (S. 127).

Die Schwerewachstumsreaktion läßt sich schließlich nur völlig kompensieren von einer Lichtwachstumsreaktion, welche von einer großen Lichtmenge von längeren Wellenlängen hervorgerufen wird (S. 129).

Am Ende dieser Arbeit möchte ich meinem verehrten Lehrer, Professor Dr. F. A. F. C. Went, in dessen Institut diese Arbeit ausgeführt wurde, meinen tiefgefühlten Dank aussprechen für die lehrreiche Kritik, die klaren Ratschläge und das herzliche Interesse,

womit er mir immer bei meinen Untersuchungen zur Seite stand. Auch für die unbegrenzte Gefälligkeit, womit Professor Went mir, trotz den schwierigen Zeitverhältnissen, die Konstruktion neuer Apparate bewilligt hat, bin ich ihm recht dankbar.

Daß diese Apparate alle von einem tüchtigen Mechaniker im eigenen Institut hergestellt werden konnten, hat meine Arbeit sehr erleichtert. Herrn P. A. de Bouter will ich noch einmal meine Anerkennung für seine bewundernswerte Arbeit darbringen. Auch Herrn A. de Bouter, welcher die Zeichnungen dieser Arbeit hergestellt hat, spreche ich meinen besten Dank aus.

Utrecht, Botanisch Laboratorium.

LITERATURVERZEICHNIS.

1. Arisz, W. H., Untersuchungen über Phototropismus. Rec. des Trav. bot. néerl. **12**, 1915.
2. Bakhuyzen, H. L. van de Sande, Analyse der fototropische Stemmingsverschijnselen. Diss. Utrecht, 1920.
3. Blaauw, A. H., Die Perzeption des Lichtes. Rec. des Trav. bot. néerl. **5**, 1909
4. — Licht und Wachstum I. Zeitschr. f. Bot. **6**, 1914.
5. — Licht und Wachstum II. Zeitschr. f. Bot. **7**, 1915.
6. — Licht und Wachstum III. Mededeelingen v. d. Landbouw-Hoogesch. Wageningen, **15**, 1918.
7. Bose, Sir J.C. and Das, G., Researches on Growth and Movements in Plants Proc. Roy. Soc. London, Series B, **90**, 1919.
8. Bovie, W. T., A precision Auxanometer. Bot. Gazette **53**, 1912.
9. — A simplified precision Auxanometer. Am. Journ. of Bot. **2**, 1915.
10. Bremekamp, C. E. B., Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen. Rec. des Trav. bot. néerl. **9**, 1912.
11. — On the mutual Influence of phototropic and geotropic Reactions in Plants. Proc. Kon. Akad. van Wetensch.. Amsterdam, **17**, 1915.
12. — Theorie des Phototropismus. Rec. des Trav. bot. néerl. **15**, 1918.
13. — On anti-phototropic Curvatures, occurring in the Coleoptiles of Avena. Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam, **24**, 1921.
14. — Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. Rec. des Trav. bot. néerl. **18**, 1921.
15. Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. **5**, 1913.
16. Czapek, F., Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **32**, 1898.
17. Elfving, F., Über das Verhalten der Grasknoten am Klinostaten. Öfvers. af Finska Vetensk. Soc. s. Förhandligar, **12**, 1884.
18. Fröschel, P., Untersuchungen über die heliotropische Präsentationszeit. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Kl. 1, **117** und **118**, 1908 und 1909.
19. Grafe, V., Chemie der Pflanzenzelle, 1922.

20. Guttenberg, H., Ritter von, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen, Jahrb. f. Wiss. Bot. **45**, 1907.

21. Harreveld, Ph. van, Ein Universal-Klinostat. Rec. des Trav. bot. néerl. **9**, 1912.

22. Koningsberger, V. J., A Method of Recording Growth under various external Influences. Proc. Kon. Akad. Amsterdam, **24**, 1921.

23. Krones, F., Einfluß des Lichtes auf den Geotonus. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. **123**, 1914.

24. Lundegårdh, H., Die Beziehungen zwischen der Lichtwachstumsreaktion und dem Phototropismus. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **39**, 1921.

25. Luxburg, Graf H., Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. **41**, 1905.

26. Mededeelingen uit het Laboratorium van de N. V. Philip's Gloeilampenfabriek te Eindhoven, **3**, 1919.

27. Noll, F., Über heterogene Induktion. 1892.

28. Pfeffer, W., Die Reizbarkeit der Pflanzen. 1893.

29. Romell-Riß, Frau M. M., Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkenden Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot. **53**, 1914.

30. Rothert, W, Über den Heliotropismus. Cohns Beitr. z. Biol. der Pfl. **7**, 1896.

31. Rutten-Pekelharing, Frau C. J., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. des Trav. bot. néerl. **9**, 1912.

32. Sachs, J. von, Zu Reinke's „Untersuchungen über Wachstum". Flora **59**, 1876.

33. Sierp, H., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **35**, 1917.

34. — Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. **10**, 1918.

35. — Über den Einfluß geringer Lichtmengen auf die Zuwachsbewegung der Koleoptile von Avena sativa. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **37**, 1919.

36. — Untersuchungen über die große Wachstumsperiode. Biol. Zentralblatt, **40**, 1920.

37. — Untersuchungen über die durch Licht und Dunkelheit hervorgerufenen Wachstumsreaktionen bei den Koleoptilen von Avena sativa usw. Zeitschr. f. Bot. **13**, 1921.

38. Small, J. A., Theory of Geotropism. New Phytologist, **19**, 1920.

39. Sperlich, A., Gesetzmäßigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulsen. Jahrb. f. wiss. Bot. **56**, 1915.

40. Talma, Frl. E. G. C., The Relation between Temperature and Growth of Roots of Lepidium sativum. Rec. des Trav. bot. néerl. **15**, 1918.

41. Tollenaar, D. and Blaauw, A. H., Light- and dark-adaptation of a Plantcel. Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam, **24**, 1921.

42. Vogt, E., Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Zeitschr. f. Bot. 7, 1915.

43. Walter, H., Wachstumsschwankungen und hydrotropische Krümmungen bei Phycomyces nitens. Zeitschr. f. Bot. 11, 1921.

44. Zollikofer, Frl. C., Über die tropistische Wirkung von rotem Licht auf Dunkelpflanzen von Avena sativa. Zittingsversl. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 29, 1920.

45. — Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Rec. des Trav. bot. néerl. 13, 1921.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Abb. 1. Die Versuchsanordnung im Dunkelzimmer. Die Apparate wurden für die photographische Aufnahme im Korridor des Instituts aufgestellt. **A**: das Auxanometer auf dem Klinostaten **K**. **S**: Spiegel. **M**: Monochromator. **Rh.**: Rheostat und **Ak**: Akkumulatoren des Monochromators.

Abb. 2. Uebersicht über die Registriervorrichtung. **RV.**: der Registrierapparat. **W.**: die dazugehörige Wippe. **SU.**: Sekundenuhr. **SR.**: das Relais der Sekundenuhr. **G.**: das Galvanometer des Auxanometers; **Ak.**: Akkumulator und **Rh.**: Rheostat für den Galvanometerstrom.
R^{II} und R^{III}: zweites und drittes Relais.

Abb. 3. Stark verkleinerte Reproduktion einiger Protokolle. Auf der Zeitlinie ist jede Stunde mit einem Strich | markiert.

1: Dunkelwachstum; bei jedem Pfeil ↑ wurde bei rotem Lichte kontrolliert.

2: Die Wachstumsreaktion auf eine 4-stündige Dauerbelichtung mit 90 MK und das Wachstum während nachträglicher Finsternis.

3: Einfluß einer halbstündigen horizontalen Rotation; bei **H** horizontal, bei **V** vertikal.

4: Zwei Lichtwachstumsreaktionen auf einfarbiges Licht.
L 1: 2 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek. 460—480 $\mu\mu$ und **L 2**: 60 $^{Ergs}/_{cM^2}$ Sek. 700—800 $\mu\mu$.

5: 10 Minuten vertikal zwischen zwei horizontalen Rotationen. Bei **H** horizontal und bei **V** vertikal.

6: Vertikalstellung **V** nach 2-stündlicher, horizontaler Rotation.

7: Vertikalstellung **V** nach 3½-stündlicher, horizontaler Rotation. Hierbei tritt die erwähnte Periodizität während der Rotation sehr deutlich auf.

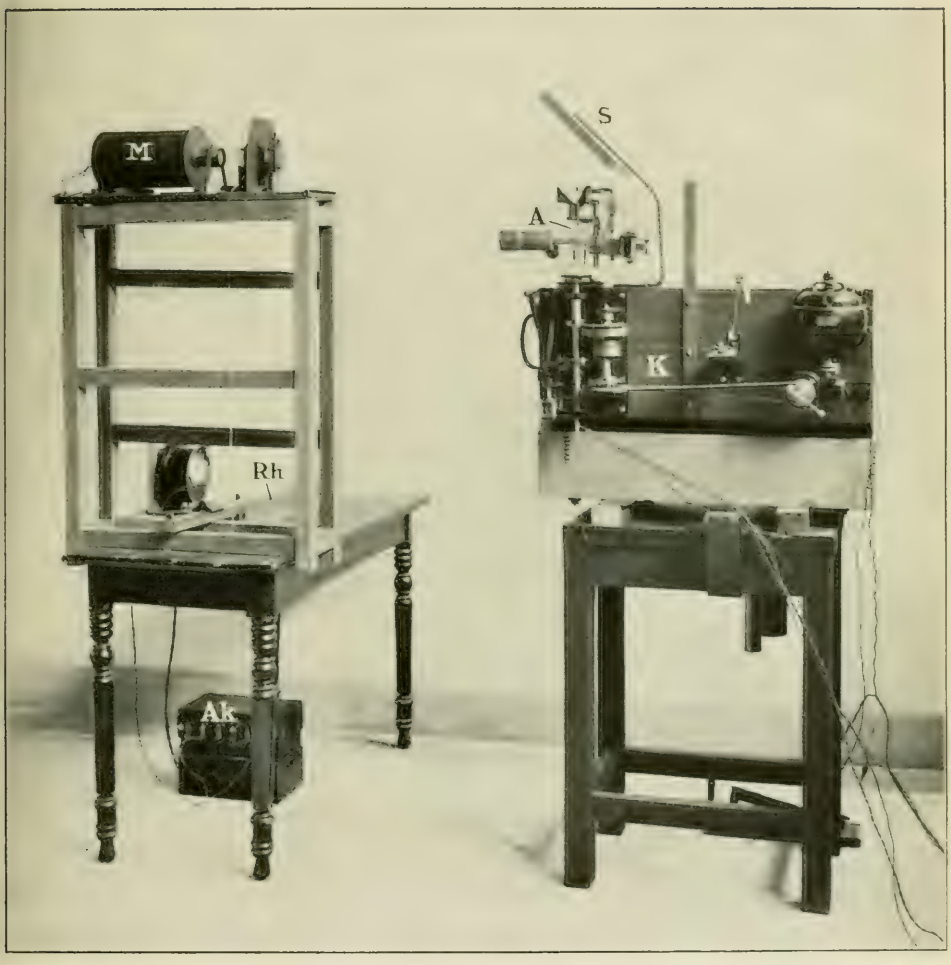


Abb. 1.

Abb. 2.

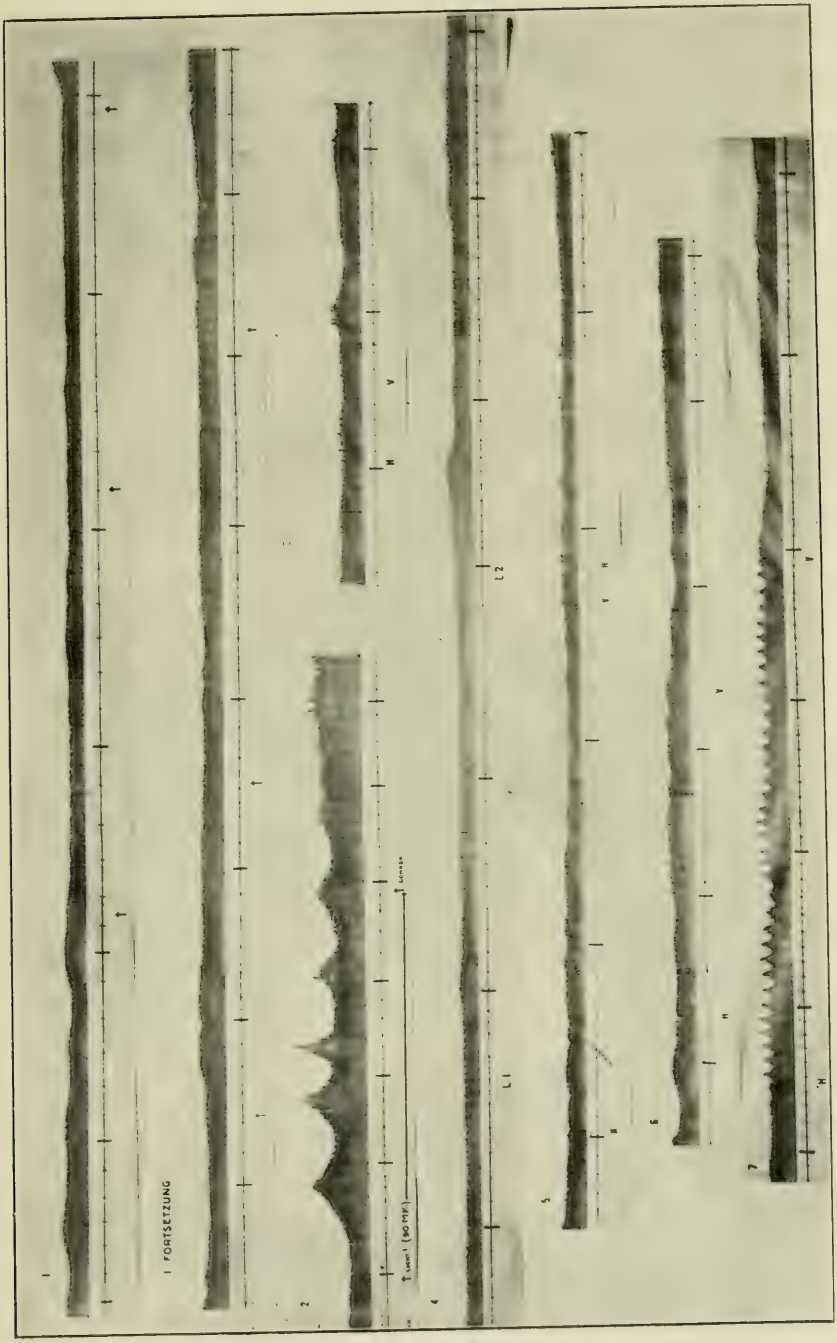


Abb. 3.

SOMMAIRE.

V. J. Koningsberger. Tropismus und Wachstum. Mit 18 Textfig. und Tab. I—III 1

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XIX. Livraison 2.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek * Utrecht * 1922

A. OOSTHOEK / Editeur / UTRECHT

HUGO DE VRIES
OPERA E PERIODICIS GOLIATA

Sous ce titre un
RECUEIL DES MONOGRAPHIES SCIENTIFIQUES
du grand botaniste vient de paraître.

De Vries a fait tant de recherches sur toutes sortes de terrains que beaucoup de biologistes trouveront sans aucun doute dans cet ouvrage un grand nombre d'études qui les intéresseront.

Il va sans dire toutefois que deux catégories de recherches, où *de Vries* a fait œuvre de pionnier, occupent le premier plan: celles sur le turgor et la plasmolyse, qui ont puissamment contribué au développement de la chimie physique, pour autant que celle-ci, s'occupe de la théorie des solutions, et celles qui se rapportent au problème de l'hérédité.

De Vries a été incontestablement un des premiers qui aient tâché de continuer l'œuvre de Darwin, non pas en dressant des généalogies hypothétiques ou en se jetant dans des spéculations philosophiques mais en faisant des recherches exactement expérimentales au moyen desquelles il comptait pouvoir approfondir les lois de l'hérédité et de la variabilité.

C'est en cela que consiste en tout premier lieu le haut evaleur de tout ce que *de Vries* a produit dans les derniers temps.

Les biologistes et les médecins accueilleront sans doute avec joie la publication d'un recueil de ces études, pour la plupart écrites en langue française, anglaise et allemande et qui, parues en majeure partie dans un grand nombre de revues scientifiques, sont des à présent presque introuvables et souvent inaccesibles.

L'ouvrage est complet en 6 volumes, chacun de ± 580 pages, orné de 19 gravures en couleurs et d'un grand nombre de gravures en noir.

Le prix est pour l'ouvrage complet, relié en toile 50 florins.

Les volumes ne se vendent pas séparément.

L'éditeur

UTRECHT. A. OOSTHOEK.

INHALT.

Seite

§ 1. Einleitung 139
§ 2. Umschreibung des Zieles 140
§ 3. Übersicht über die älteren Apparate 148
§ 4. Ein neuer „Heizschrank" 153
§ 5. Ansätze zur Konstruktion eines „Mikrothermostaten" 160
§ 6. Die Versuchstechnik 166
§ 7. Beobachtungsergebnisse 171
§ 8. Zusammenfassung 182

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Ein Mikrothermostat zum Studium der Protoplasmaströmung.

Von
C. P. Cohen Stuart.

§ 1. Einleitung.

Zwecks einer Prüfung der von mir[1] vorgebrachten Prinzipien der Temperatureinwirkung auf physiologische Prozesse, wobei sich die besondere Wichtigkeit der Untersuchung von Prozessen mit hohen Temperaturkoeffizienten ergab, unternahm ich im Sommer 1912 das Studium des Einflusses der Temperatur auf die Protoplasmaströmung. Diese Untersuchungen wurden, teilweise wegen zunehmender Schwierigkeiten beim Eintritte der kalten Jahreszeit, Ende 1912 abgebrochen, und Anfang 1913 begab ich mich für zwei Jahre nach Java. Im April 1915 nahm ich, in Holland zurückgekehrt, das Experiment wieder auf und ich habe versucht, diesmal bessere Resultate zu bekommen, aber wiederum vergebens. Ich habe schließlich, wegen Rückkehr nach Java, die Untersuchung endgültig aufgegeben.

Vielleicht jedoch, daß die Veröffentlichung meiner Methoden, so vieles Mißgeschick sie mir verursacht haben, anderen Forschern von Nutzen sein kann.

Zu herzlichstem Danke bin ich Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went verpflichtet, der nicht nur die Anfertigung eines kostspieligen Heizschrankes gestattete, sondern mir stets durch wohlwollenden Rat und wertvolle Anregungen behilflich gewesen ist. Auch Herrn Hortulanus J. K. Budde möchte ich an dieser Stelle danken für die gute Pflege meiner *Trianea*-Kulturen.

[1] Proc. R. Acad. of Sc. Amsterdam, 26 April 1912, S. 1159.

§ 2. Umschreibung des Zieles.

In meiner oben zitierten Abhandlung habe ich die Bedeutung des Blackman'schen Prinzips für die Erklärung der Erscheinungen bei der Einwirkung verschiedener Temperaturen auf die Lebensprozesse einer eingehenden Betrachtung unterzogen. Auch aus einem Gesichtspunkte der Methodik haben die Arbeiten Blackman's eine große Bedeutung, und zwar, in der richtigen Würdigung des Zeitfaktors bei der Untersuchung des progressiv schädlichen Einflusses höherer Temperaturen auf den Organismus.

Ich glaube, daß eine wirklich moderne Untersuchung nach diesem Einfluß sich in den Hauptlinien nach dem Blackman'schen Schema richten muß: 1. der Einfluß jedes Temperaturgrades soll nach regelmäßigen Zeitintervallen bei konstanter Temperatur festgestellt werden, 2. die nämliche Versuchsserie soll bei verschiedenen Temperaturen — und zwar, wie ich in meiner oben angeführten Arbeit zeigte — in regelmäßigen Temperaturintervallen[1] (von 1 bis 5° C) mit Inbegriff der unteren und oberen Temperaturgrenzen des betr. Lebensvorganges. Nur so, regelmäßig fortschreitend, kann man das ganze Variationsgebiet der beiden unabhängigen Variablen: Temperatur und Zeit, analysieren und der theoretischen Interpretierung zugänglich machen.

Auf diesem Prinzip Blackman's fußen die Experimentaluntersuchungen über Temperatureinwirkung aus dem Utrechter botanischen Institut von Kuyper, Rutgers, Marie de Vries und Elise Talma[2]. Auch das Studium der Protoplasma-Strömung kann, um neue Resultate zu ergeben, nur in dieser Weise angegriffen werden. Denn die Untersuchungen von Nägeli, Velten und Ewart haben uns über die wesentlichen Eigentümlichkeiten dieses Lebensprozesses hinreichend aufgeklärt; sie sind aber sicher nicht genügend im Sinne Blackman's.

---

[1] A. a. O., S. 1164.

[2] J. Kuyper, Recueil d. trav. bot. néerl. VII (1910). S. 1.
A. A. L. Rutgers, ebendas. IX (1912), S. 1
M. S. de Vries, ebendas. XI (1914), S. 195.
E. G. C. Talma, ebendas. XV (1918), S. 366.

Die zwei erstgenannten Forscher maßen die Geschwindigkeit des Protoplasma bei verschiedenen Temperaturen in dieser Weise, daß sie die Objekte in schmelzendem Eis unter das Mikroskop brachten und dann das Medium sehr gelinde erwärmten bis zum Eintritt der Wärmestarre; die während der Erhitzung durchlaufenen Geschwindigkeitsgrade des Protoplasma galten für die den zugehörigen Temperaturen wirklich entsprechenden. Es ist aber klar, daß diese mit ganz willkürlicher Geschwindigkeit durchlaufene Temperaturen-Reihe unmöglich genau den eigenartigen Nachwirkungserscheinungen des Protoplasma gerecht werden konnte, und daß damit zugleich die oben erwähnte Anforderung, nämlich eine sorgfältige methodische Bestimmung aller Punkte des ganzen Temperatur-Zeit-Feldes nicht erfüllt worden war, und sogar nicht erfüllt werden konnte. Einen bedeutenden Fortschritt findet man allerdings in Ewart's Versuchen, der auch die Versuchsdauer berücksichtigte, jedoch nicht in dem Grade, und auch technisch nicht mit der Genauigkeit, wie sie das Blackman'sche Schema erfordert.

Eine neue Experimentaluntersuchung mit neuen Methoden war also geboten, um dieses, für das kolloidchemische Verständnis des Protoplasma so viel versprechende, zellphysiologische Problem der Lösung näher zu bringen.

1. Das Objekt. Seit den neunziger Jahren weiß man[1], daß die Protoplasmaströmung bei vielen Objekten erst durch Verwundung hervorgerufen wird, so daß Objekte, wo sie im unversehrten Zustande beobachtet werden kann, zu bevorzugen sind. Objekte wie *Vallisneria* und *Elodea* sind also von vornherein auszuscheiden, weil sie ein an sich noch sehr dunkles Element in das Spiel bringen. Dasselbe gilt für solche Objekte, die, wie die Staubfädenhaare von *Tradescantia*, unter normalen Umständen von Luft umgeben sind, und in Wasser nach längerem Aufenthalt (wie es das Studium bei konstanter Temperatur erheischt) irgendwie geschädigt werden könnten. Dazu ist die Rotationsbewegung wegen ihrer größeren Regelmäßigkeit derZirkulation vorzuziehen, die letztere erfolgt ja nicht in einer optischen Ebene wie die erstere; und die unregel-

[1] Zuerst durch J. A. Keller, Inaug. Diss. Zürich, 1890.

mäßigen Strömungen der Pilz-Mycelien und der *Myomyceten*-Plasmodien[1] sind a fortiori auszuschließen.

Die Anzahl der Objekte wird durch diese Bedingungen äußerst stark beschränkt. Nur Wurzelhaare, besonders jene der *Hydrocharitaceen*, liefern geeignetes Versuchsmaterial, und nicht einmal alle Wurzelhaare. Die Untersuchungen von Schwarz[2] haben bewiesen, daß die meisten Keimpflanzen wohl in Erde oder feuchter Luft, nicht aber in flüssigen Medien Wurzelhaare treiben, und wenn auch nach neueren Experimenten, wie Hansteen's[3], geeignete Salzlösungen die Wurzelhaarbildung nicht stören, so sind doch Objekte, die in reinem Wasser nicht geschädigt werden, entschieden zu bevorzugen, der Einfachheit der Versuchstechnik halber. Das sind aber nur ganz wenige Wasserpflanzen; soweit ich weiß, nur die genannten *Hydrocharitaceen*: *Hydrocharis*, die zwar den Vorzug hat, einheimisch zu sein, aber im Winter nicht zu finden ist und überhaupt von den Launen des Wetters und anderen zufälligen Umständen abhängt; und *Trianea bogotensis* Karst, (systematisch richtiger: *Hydromystria stolonifera* G. F. W. Meyer), das in allen Gewächshäusern vorkommende, seit Pfeffer (1891) für zellphysiologische Untersuchungen sehr beliebte Objekt. Nach einer Prüfung einer Anzahl von Keimpflanzen in Wasserkultur, wobei ich Schwarzens Angaben bestätigen konnte, und nur in *Avena sativa* ein unter Umständen brauchbares Objekt fand[4], entschloß ich mich für *Trianea*. Auf die Kultur dieser Pflanze, sowie auf die von *Avena*, komme ich unten zurück.

Ich habe natürlich auch der *Characeen* gedacht, und mit *Nitellä syncarpä* vorläufige Versuche angestellt; aber wie schön dieses Objekt auch ist, es ist ebensowenig wie *Hydrochäris* das

---

[1] Siehe z. B. A. Schröter, Flora XCV (Ergbd. 1905), p. 1; V. Vouk, Denkschr. Akad. Wien, Math.-naturw. Kl. LXXXVIII (1912), S. 653.

[2] F. Schwarz, Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, I (1883), p. 135. Vgl. G. L. Bushee, Bot. Gaz. XLVI (1908), p. 50.

[3] B. Hansteen, Jahrb. f. wiss Bot. XLVII (1910), S. 289.

[4] G. L. Bushee, a. a. O.

ganze Jahr erhältlich. Zwar gibt Migula[1] eine Methode zum Treiben der *Characeen* aus ihren Sporen an, es ist mir jedoch nicht gelungen dieses fertig zu bringen. Und indem die Fundstätten anscheinend nicht konstant sind, ist dieses Material für längere Versuche nicht sehr geeignet.

2. Die Fragestellung. Das Blackman'sche Schema, wie es von Miss Matthaei und den Utrechter Forschern auf fünf Lebensprozesse bezogen worden ist und von Frl. van Amstel[2] in vollendetster Weise ausgearbeitet wurde, ist nicht ohne weiteres auf die Protoplasmaströmung anwendbar; die Natur dieses Gegenstandes erfordert eine wesentliche Änderung in der Versuchsanordnung, wie unschwer einzusehen ist. Die Kohlensäureabgabe von Keimpflanzen (Kuyper), die geotropische (Rutgers) und phototropische (Frl. de Vries) Empfindlichkeit von Keimpflanzen, das Wachstum von Wurzeln (Frl. Talma), das sind ja Gegenstände, deren Verlauf sich zwar im Prinzip auch am einzelnen Individuum hinreichend exakt feststellen ließe, aber bei verschiedenen Individuen verschiedene absolute Zahlen ergeben würde. Man greift hier also, um dennoch für jede Temperatur absolute Ziffern zu erhalten, zur statistischen Methode, und zieht das Mittel aus vielen Einzelbeobachtungen. Man bekommt somit immer Durchschnittsresultate, die individuellen Abweichungen werden ausgeglichen, und bei einiger Sorgfalt gelingt es, bei der Wiederholung eines Versuches gut übereinstimmende Zahlen zu erhalten: also jede hundert Erbsenkeimlinge liefern die gleiche Totalmenge CO_2 bei 30^0 und hätten eine ganz bestimmte Menge bei 20^0 ausgeatmet. Man kann dann aus mehreren Versuchen das Mittel der beobachteten absoluten Größen nehmen.

---

[1] W. Migula, Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. (In Rabenhorst's Kryptogamenflora V, 1897.) S. 74.

[2] J. E. van Amstel, De temperatuursinvloed op physiologische processen der alcoholgist. Diss. Delft, 1912.

Ich möchte besonders hervorheben, daß Frl. van Amstel die Notwendigkeit, Anfangsgeschwindigkeiten zu bestimmen, stark betont hat; ich glaube, zu Recht.

Ganz anders bei der Protoplasmabewegung. Man beobachtet hier eine einzelne Pflanze unter dem Mikroskop, von dieser Pflanze eine einzelne Wurzel, von dieser Wurzel eine schmale Zone, von einem oder zwei Wurzelhaaren eine kurze Strecke. Es leuchtet ein, daß man Messungen solcher Art (auch jeder anderen zellphysiologischen Beobachtung, wenn es nicht zufälligerweise ein so konstantes und vielzelliges Objekt gilt wie Hugo de Vries' *Tradescantia*-Oberhautzellen), irgendwelche Allgemeingültigkeit absprechen muß und sie nicht zu Durchschnittszahlen vereinigen darf. Das Alter des Materials, das bei den obengenannten Keimlingen in engen Grenzen konstant zu halten ist, ist bei *Trianea*-Pflänzchen unkontrollierbar; das Pflänzchen selbst ist einige Zeit vorher vegetativ aus einem anderen entstanden, aber dieses „Alter" sagt nichts aus über das Alter der beobachteten Wurzel, und a fortiori nicht über den Alterszustand des Haares. Kurz: zwei Versuche sind hier nicht vergleichbar. Ohne Vergleichung sind aber die Messungen bei verschiedenen Temperaturen wertlos, man soll ja die Temperaturkoeffizienten (oder, was auf dasselbe hinauskommt, die Geschwindigkeitskurve) bestimmen. Hier muß man also immer zwei Versuche am selben Objekt anstellen; man muß eine Normaltemperatur annehmen, auf welche alle Messungen bezogen werden; jedem Versuche bei höherer oder niederer Temperatur muß man eine Messung bei der Normaltemperatur voranschicken: man bekommt nur relative Zahlen. Inwiefern diese relativen Zahlen (z. B. der Temperaturkoeffizient $\frac{30^0}{20^0}$) bei allen Wurzelhaaren übereinstimmen — ein sehr fraglicher Punkt! —, das muß durch spezielle Voruntersuchungen entschieden werden[1].

[1] Einige der in § 7 enthaltenen Versuche deuten tatsächlich in diese Richtung. Die relativen Geschwindigkeiten für 20^0, 25^0, 30^0 usw. wären etwa nach folgendem Schema zu bestimmen (vgl. § 7):

20 — 30 — 20
25 — 30 — 25
20 — 35 — 20
25 — 35 — 25
30 — 35 — 30 usw.

3. Die Methode. Aus obigen Betrachtungen geht hervor, daß ein Apparat zur genauen Konstanterhaltung der Temperaturen zwischen 0 und 50° C nicht genügt; man kann nicht, wie an einem gewöhnlichen Thermostaten, die gewünschte Temperatur einstellen und die Wahrnehmung beginnen. Man hat vielmehr den Temperaturänderungen größere Aufmerksamkeit zuzuwenden, ohne die Konstanz zu verringern. Nach der Messung der Strömungsgeschwindigkeit bei der Normaltemperatur soll der Apparat schnell auf die Versuchstemperatur gebracht werden können und daselbst während der ganzen Versuchsdauer automatisch verharren, um dann wiederum zur Kontrolle auf die Normaltemperatur zurückgeführt zu werden. Leichte, sichere Einstellung der verlangten Temperatur und empfindliche Regulierung für jeden beliebigen Wärmegrad sind Hauptbedingungen für diesen Mikrothermostat.

Mehrere Bedingungen gesellen sich zu den schon genannten. Es genügt nicht, daß die Temperatur genau konstant und leicht regulierbar ist, selbstverständlich muß sie auch jederzeit genau bekannt sein. Ältere Apparate genügen dieser Anforderung bei weitem nicht, wie wir weiter unten sehen werden, und sie gestatten nur die Ablesung der Temperatur der Luft in der Nähe des Objektes; aber Objekttisch und Objektiv einerseits, das verdampfende Medium des Objektes andererseits, verursachen grobe Fehler in der Temperaturmessung. Demgegenüber muß man entschieden festhalten an der Bedingung, daß die Temperatur des Mediums gemessen werden soll, damit man die Temperatur des Objektes ihr annähernd gleich stellen kann.

Angesichts des störenden Einflusses des Objektivs und des Objekttisches bei Temperaturwechsel (bei Abkühlung verursachen sie Erwärmung, bei Erwärmung Abkühlung[1]) muß man darauf bedacht sein, diesen Einfluß nach Möglichkeit auszuschalten, z. B. durch Miterwärmung bzw. Abkühlung des Mikroskopes. Auch des lästigen Beschlagens der Linsen wegen, bei schroffem Temperaturwechsel, ist diese Methode von Vorteil. Weil aber der Kitt der Linsen schon bei relativ niedrigen Temperaturen schmilzt (die Firma Zeiß be-

[1] Th. W. Engelmann, Arch. f. mikr. Anat. IV (1868), S. 324.

richtete mir, daß ihre Mikroskope längere Zeit auf 45° C, vorübergehend auf 50° C erhitzt werden können), die Literaturangaben aber, wie unten erwähnt werden soll, auf größere Resistenz bei kurzdauernder Erwärmung deuten, so muß man auf das Versagen der Methode in diesem Temperaturgebiete gefaßt sein.

Benutzung von Leuchtgas für die Heizung ist wegen seiner Giftigkeit zu meiden; das Objekt soll überhaupt so viel wie möglich unter natürlichen Bedingungen untersucht werden. Es wird sich ergeben, daß meine Versuche eben an dieser Anforderung gescheitert sind.

4. Die angestrebte Leistungsfähigkeit. Temperaturkonstanz und schneller Temperaturwechsel sind also die beiden, gewissermaßen antipodalen Anforderungen, die an die Apparatur gestellt werden. Vergegenwärtigen wir uns einmal, welche Leistungen wir nach beiden Richtungen hin zu verlangen haben.

Zuerst die Temperaturkonstanz. Meiner Erfahrung gemäß ist der mittlere Fehler, der den Geschwindigkeitsmessungen bei Protoplasmaströmung bei annähernd konstanter Temperatur anhaftet, sehr klein, meistens ungefähr 1 %. Es scheint hier also keine Präzisionsübertreibung zu sein, wenn man die Größenordnung des maximalen, aus Temperaturschwankungen entspringenden, zulässigen mittleren Fehlers auf 0.5 % festsetzt. Unter Zugrundelegung der einfachen Berthelot'schen Formel: $Q_{10} = e^{10b}$, kann man dann berechnen, daß diese zulässige Schwankung 0.07° bzw. 0.04° beträgt, wenn $Q_{10} = 2$ bzw. 3 ist. (Aus Schwankungen von 0.5° entsteht ein Fehler von 3.5 bis 5.6 %.) Es versteht sich, daß besonders bei niedrigen Temperaturen, wo der Temperaturkoeffizient sehr groß ist, die Temperatur möglichst genau konstant erhalten werden soll, so daß entweder die Leistung des Thermostaten noch weiter gesteigert, oder bei niedriger Temperatur einer geringeren Zuverlässigkeit bei der Q-Bestimmung Rechnung getragen werden soll.

Hinsichtlich der Temperaturwechsel ist es zweckmäßig, die „Erhitzungs- bzw. Abkühlungsgeschwindigkeit" in „Minutgraden" auszudrücken; hierunter verstehe ich die Anzahl der in einer Minute durchlaufenen Celsiusgrade. Die physiologische

Literatur gibt hierüber selten Aufschlüsse; ich erwähne die Angabe Velten's[1], daß er eine Erwärmung von 0.2 bis 0.4 Min.grad angewendet hat. Sachs, Zur Bestimmung der Temperaturgrenze des Lebens[2], 0.23 bis 0.90, und beim Studium der Wärmestarre[3] 0.1 bis 0.5 Min.grad. Pfeffer erreicht bei seinem im nächsten Paragraphen zu besprechenden Heiztisch (Nr. 26) leicht eine Geschwindigkeit von 0.7 Min.grad. Ewart[4] sagt, er habe nur 1—10 Minutgrad in Anwendung gebracht, "in order to avoid any shock effect!"

Ich bezweifle, ob diese Auffassung richtig ist, und ob nicht die Erhitzungsgeschwindigkeit höchstens 0.1, vielleicht nur 0.05 Minutgrad betragen müßte — das wäre also die Minimalleistung unseres Apparates — um eine vollständig reversible Zustandsänderung der Protoplasmakolloide zu bewirken. Andererseits wünscht man auch die äußerst wichtigen irreversiblen oder teilweise reversiblen Zustandsänderungen (shock effects, Starre-Zustände, Wärme- und Kältetod) zum Gegenstande der Untersuchung zu machen, wie ich mir vorgenommen hatte, so ist es klar, daß die Maximalleistung des Apparates oberhalb der von Ewart genannten Geschwindigkeit liegen, also etwa 20 Min.grad betragen soll. — Der Apparat soll demgemäß sowohl äußerst gelinde wie äußerst schnell erwärmt bzw. abgekühlt werden können, und zwar nach Belieben mit einer vorher bestimmten Geschwindigkeit.

Dieser Faktor wird von Blackman bloß beiläufig erwähnt, doch ist er für die Optimum-Frage fast ebenso wichtig wie die Einwirkungsdauer der Temperatur, besonders bei Prozessen mit "shock-effects". Sagt ja auch Ewart, daß "there is a particular rate of rise of temperature at which streaming persists longest".

Durch die vorgehende Betrachtung wird auch über den zu untersuchenden Temperaturbereich Klarheit geschaffen. Für konstante Temperaturen und gelinden Temperaturwechsel würde ein

---

[1] W. Velten, Flora LIX (1876), S. 198 u. 216.

[2] J. Sachs, Flora XLVII (1864), S. 24 u. w.

[3] J. Sachs, Flora XLVI (1863), S. 454 u. w.

[4] A. J. Ewart, On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants; Oxford, 1903, S. 61.

Intervall von 0^0—45^0 ausreichen. Wo jedoch auch sprunghafte und kurzwährende Temperaturänderungen in Betracht kommen, ist es bekannt, daß bei -10^0[1] und bei $+70^0$[2] noch Protoplasmabewegung vorkommt. Diese Ziffern wären also als die Grenzen des möglichen Temperaturbereiches anzusehen.

Es versteht sich, daß die im obigen gemachten Angaben nur Schätzungen der anzustrebenden Leistungsfähigkeit sind. Sie mögen aber einen Anhaltspunkt für die Beurteilung unserer Apparatur schaffen.

---

§ 3. Übersicht über die älteren Apparate.

Die folgende Zusammenstellung ist eine sehr vollständige Liste der heizbaren Objekttische, Heizschränke oder mikroskopischen Gefriervorrichtungen; wenigstens jeder Literaturangabe, die ich finden konnte, habe ich nachgespürt und nirgends fand ich alle mir bekannten Apparate zusammengestellt[3].

Man könnte diese Vorrichtungen, wie es üblich ist, je nach ihrer äußeren Form gruppieren in heiz- bzw. abkühlbare Objekttische und Mikroskopschränke. Besser ist es aber, dreierlei Prinzip zu unterscheiden, je nach der Weise worin das Objekt dem Temperaturwechsel ausgesetzt wird: **A.** Nur das Objekt wird erwärmt bzw abgekühlt, und zwar einseitig, die andere Seite grenzt frei an der Luft, oder aber die Temperatur-Regulierung ist in ähnlicher Weise mangelhaft. **B.** Nur das Objekt wird erhitzt, aber allseitig. **C.** Das ganze Mikroskop, oder jedenfalls ein großer Teil davon, wird miterwärmt. — Nach diesem Einteilungsprinzip habe ich die hier unten aufgezählten Apparate mit A, B oder C bezeichnet, um sie kurz zu charakterisieren.

---

[1] W. Kühne, Unters. üb. d. Protoplasma u. d. Contractilität; Leipzig, 1864; S. 101.

[2] Ewart, a. a. O., S. 62.

[3] Nur der Charlier'sche Objekttisch (wahrscheinlich ± 1860 publiziert) ist mir unbekannt geblieben.

1. L. Beale (The microscope in its application to practical medicine. — 2nd. ed., London 1858[1], S. 92). — **A.**
2. F. Schweigger-Seidel (Virchow's Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. XXVII, 1863, S. 486). — **A.**
3. A. Rollett (Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Cl. 2. Abth., L, 1864, S. 192). — **A.**
4. M. Schultze (Arch. f. mikr. Anat. I, 1865, S. 1). — **A.** Vgl. Th. W. Engelmann, Idem, IV, 1868, S. 334.
5. O. W. Thomé (Bot. Ztg. XXIII, 1865, S. 107). — **A.**
6. A. Schklarewski (Arch. f. mikr. Anat. IV, 1868, S. 342). — **A.**
7. H. Vogelsang (Pogg. Ann. d. Phys. u. Chem. CXXXVII, 1869, S. 58). — **A.**
8. S. Stricker (Handb. d. Lehre v. d. Geweben d. Menschen u. d. Thiere, I, 1871, S. X—XVI). — **A.** Vgl. Wiener med. Jahrbuch 1871, S. 132.
9. E. Klebs (Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakol. I, 1873, S. 44). — **B.**
10. J. Sachs (Lehrb. d. Bot., 4. Aufl., Leipzig 1873, S. 706). — **C.**
11. P. L. Panum (Nordiskt Med. Arkiv VI, 1874, nr. 7, S. 8). — **C.**
12. L. Ranvier (Traité techn. d'histol., Paris 1875, S. 41; Figur in Lefevre, La chaleur animale, Paris 1911, S. 238, und in Dippel, Das Mikroskop I, S. 655). — **B.**
13. W. Velten (Flora LIX, 1876[2], S. 196). — **B.**
14. C. von Naegeli (Das Mikroskop, 2. Aufl.[3], 1877, S. 468). — **B.**
15. E. H. Hartley (Amer. Monthly Micr. Journ. I, 1880, S. 181; nach Zool. Jahresber. 1880, S. 24). — **A.**
16. W. H. Symons (Journ. R. Micr. Soc. II, 1882, S. 19; nach: Zool. Jahresber. 1882, S. 30). — **A.**
17. Senarmont (vgl. Dippel, Das Mikroskop I, 2. Aufl., Braunschweig 1882, S. 655). — **B.**
18. M. Flesch (Zschr. f. wiss. Mikrosk. I, 1884, S. 33). — **A.**

---

[1] Erste Aufl. mir nicht bekannt.

[2] Eine gute Übersicht bis auf das Jahr 1876 findet man in R. Gscheidlen's Physiol. Methodik; Braunschw. 1876, S 249—260.

[3] Die erste Auflage konnte ich nicht zu Gesicht bekommen.

19. Th. Stein (Zschr. f. wiss. Mikr. I, 1884, S. 166). — **A.**
20. M. Löwit (Zschr. f. wiss. Mikr. II, 1885, S. 43). — **A.**
21. W. Vignal (Arch. d. physiol. norm. et pathol. XVII; nach Zschr. f. wiss. Mikr. II, 1885, S. 364). — **B.**
22. V. Babes (Cbl. f. Bakter. IV, 1888: 2, S. 23). — **B.**
23. C. Nuttall (Zschr. f. Hyg. IV, 1888, S. 373). — **C.**
24. F. Plehn (Ätiol. u. klin. Malaria-Studien; Berlin, 1890, S. 11). — **C.** Vgl. Abel, Cbl. f. Bakt. I, 1889.
25. L. Pfeiffer (Die Protozoen als Krankheitserreger; Jena 1890, S. 5). — **A.**
26. W. Pfeffer (Zschr. f. wiss. Mikr. VII, 1890, S. 433). — **B.**
27. L. Ranvier (Comptes rendus Paris, CX, 1890, S. 686). — **C.**
28. O. Israël (Practicum d. pathol. Histologie, 2. Aufl., Berlin 1893, S. 15). — **B.**
29. W. Behrens (Zschr. f. wiss. Mikr. XII, 1895, S. 1). — **A.**
30. H. Molisch (Unters. üb. d. Erfrieren d. Pflanzen; Jena 1897, S. 2). — **C.**
31. R. Kraus (Cbl. f. Bakt., I. Abth. XXIII, 1898, S. 16) — **B.** Vgl. R. Kraus, ibidem, XXXII, 1902, II, S. 467.
32. F. M. Exner (Drude's Ann. d. Physik (4) I, 1900, S. 844). — **C.**
33. R. Kraus (Cbl. f. Bakt., I. Abt. XXXII, 1902, II, S. 467). — **A.**
34. F. Van Rijsselberghe (Recueil Inst. Bot. Bruxelles Erréra, V, 1902, S. 224). — **B.**
35. A. J. Ewart (Protopl. streaming, Oxford 1903, S. 60). — **B.**
36. W. L. Balls (Ann. of Bot. XXII, 1908, S. 562). — **B.**
37. E. C. Teodoresco (Ann. d. Sc. nat., Bot., IX: 9, 1909, S. 239). — **C.**
38. H. E. Boeke (Zschr. f. Instrum.kunde XXIX, 1909, S. 72). — **A.**
39. H. W. Fischer, E. Brieger (Kolloid-Zschr. VII, 1910, S. 197). — **B.**
40. Th. Svedberg, K. Inouye (Kolloid-Zschr. IX, 1911, S. 154). — **B.**
41. M. Seddig (Zschr. f. anorg. Chem. LXXIII, 1911, S. 374). — **A.**

42. E. Schaffnit (Zschr. f. wiss. Mikr. XXVIII, 1911, S. 45). — **B.**
43. F. G. Cottrell (Journ. Amer. Chem. Soc. XXXIV, 1912, S. 1328). — **A.**
44. J. A. Long (Univ. of Calif. Publ., Zool., IX, 1912, S. 111). — **C.**
45. R. Brandt (Zschr. f. wiss. Mikr. XXX, 1913, S. 479). — **A.**

Durchmustert man diese lange Reihe von Apparaten kritisch sichtend, so gewinnt man die Überzeugung, daß nur ganz wenige für exakte, quantitative Forschung in Betracht kommen, daß noch weniger den Namen „Mikrothermostat", im Sinne eines fein und leicht temperierbaren mikroskopischen Objektraumes, verdienen. Bei den meisten handelt es sich ja um Vorrichtungen für kurzwährende Heizung (nicht einmal Abkühlung) auf eine ziemlich unbestimmte Temperatur; der Zweck ist lediglich, den „Einfluß von Temperaturerhöhungen" zu studieren, und welche die erreichte Temperatur ist und wie lange sie anhält, das ist zunächst ohne Bedeutung für die rein qualitative Fragestellung. Bei einigen ist die Temperaturmessung sehr genau, die Wärme-Isolierung jedoch gänzlich ungenügend; oder aber das Objekt ist allseitig vom Medium eingeschlossen, und dann fehlt eine feine Thermoregulation; oder, schließlich, das ganze Mikroskop befindet sich in einem konstant temperierten Raum, aber die Temperaturmessung ist mit Fehlern behaftet und der Temperaturwechsel schwierig, wo überhaupt vorgesehen; während andere Apparate gerade durch leichten Temperaturwechsel ausgezeichnet sind, aber keinen konstanten Wärmegrad aufweisen können. „Mikrothermostate" von universeller Anwendbarkeit, wie sie die Blackman'sche Methode erfordert, gibt es zurzeit nicht.

Die wichtigsten Apparate, die in Betracht kämen, sind die folgenden:

13. nach Velten. — Objekt in einem Becherglas von langsam durchströmendem Wasser (aus einem Behälter mit stetig erwärmtem Eiswasser) umgeben; die Geschwindigkeit ist regulierbar; der Abfluß wird durch eine Hebervorrichtung dargestellt. Der Objektträger ruht auf einem gläsernen Ring zwecks Isolie-

rung, das Deckglas ist dem Objektträger dreiseitig aufgekittet, so daß das Präparat darunter geschoben werden kann. Das Objektiv (bis zu einem Immersionssystem von 600—1150maliger Vergrößerung) ist ganz im Wasser untergetaucht. Thermometergefäß neben dem Objekte im Wasser.

14. nach Nägeli. — Objekt von durchströmendem Wasser (aus einem erwärmten Behälter wie vorgehend) umgeben, in einer Objektkammer mit planparallelen Glaswänden; die Geschwindigkeit ist regulierbar. Gemessen wird die Temperatur des Wassers; sie ist auf 0.3 bis 1° konstant.

18. nach Flesch. — Objekt auf einem hohlen, von Wasser durchströmten Objekttisch. Sinnreiche Zu- und Abflußeinrichtung: erstere durch T-Stück, welches Temperaturwechsel ermöglicht, die zweite durch ein ähnliches mit einem Hahne zur Geschwindigkeitsregulierung, und einer Klemme, die nur bei Temperaturwechsel geöffnet wird, damit die Veränderung schnell geschehen kann.

24. nach Plehn. — Das ganze Mikroskop befindet sich in einem doppelwändigen mit Asbest bekleideten Schrank, dessen Vorderwand aus zwei Glasplatten besteht, Hinterwand ist Türe; Deckel mit Löchern für Tubus und Mikrometerschraube, und für die Kreuztischknöpfe. Gasheizung mit genauer Regulierung mittels „elektrischen Kontaktthermometers".

26. nach Pfeffer. — Auf einer Metallfläche mit zentraler Öffnung und überragendem Rande, der durch eine Gasflamme geheizt wird, ruht ein Glasgefäß mit Wasser gefüllt, worin das Objekt auf einer gläsernen Brücke liegt. Die Heizung wird durch einen Regulator geleitet, dessen Quecksilbergefäß sich (neben einem Thermometer) im Wasser befindet. Temperatur bei 50° auf 0.1° konstant. In 15 Min. ohne Schwierigkeit 10° Erhöhung.

Die letztgenannte Vorrichtung entspricht den meisten Forderungen: allseitige Erwärmung und Thermoregulation sind vorhanden. Die Apparate Velten's und Nägeli's (besonders ersterer), mit den Nebenapparaten nach Flesch, bieten jedoch den nicht zu unterschätzenden Vorzug, daß das Medium des Objektes fort-

während erneuert wird, wodurch weder Sauerstoffmangel noch Ansammlung von schädlichen Stoffwechselprodukten eintritt. Der Plehn'sche Apparat, der die modernste und vielseitigst verwendbare Form des Sachs'schen Wärmeschrankes darbietet, ist sehr zuverlässig für lange dauernde Versuche (Blackman!), wobei die Temperatur gut konstant erhalten werden kann; aber schnelle Temperaturwechsel sind nicht ausführbar, und die Temperatur der Luft wird gemessen statt der des Objektes.

Es ergibt sich, daß diejenige Apparatur alle genannten Vorteile in sich vereinen würde, die eine Kombination des Wärmeschrankes (C) mit dem Prinzipe des durchströmten Objekttisches (B) darstellte. Ich habe mich bemüht, eine solche Kombination zusammenzustellen.

---

§ 4. Ein neuer „Heizschrank".

Als ich mich mit Professor Went über die Anfertigung eines Mikrothermostaten beriet, war er der Ansicht, das Schrankprinzip biete vorläufig mehr Vorteile als ein Objekttisch. Ein Schrank-Thermostat wurde dann nach meinen Anweisungen in der Instrumentfabrik des Herrn Vink (Utrecht) konstruiert, der die Mitte hält zwischen den Apparaten nach Sachs, Plehn und Molisch. Er ist auf Tafel IV mit den Nebenapparaten dargestellt.

Allgemeine Beschreibung. Es ist kurz gesagt ein doppelwändiger Metallkasten mit Wasserfüllung, elektrischer Heizung und Thermoregulation, Rührapparat, Kreuztisch und einigen Vorrichtungen zur Durchlüftung und Zuführung von Wasser bei konstanter Temperatur.

Das Mikroskop (das große Stativ I von Zeiß) ist ganz eingebaut, nur das Okular ist sichtbar. Dieses aber würde die Beobachtung sehr beschwerlich machen, wenn der Thermostat die gewöhnliche parallelopipedförmige Gestalt hätte; darum habe ich der Oberhälfte eine eigentümliche abgestutzte Form gegeben, welche eine bequeme Haltung des Kopfes ermöglicht; zugleich wird dadurch der mitzu-

erwärmende Luftraum ansehnlich verkleinert. Die Durchlüftung mittels eines Stromes Außenluft hat den Zweck, etwaige Störungen durch unreine „Laboratoriumsluft" (wie sie durch Untersuchungen von Richter u. a. Autoren festgestellt sind) von vornherein auszuschließen. Aus demselben Grunde ist nur Elektrizität für die Heizung angewendet. Die Zuführung von zwei Flüssigkeitsströmen ist vorgesehen für eine eventuelle Benutzung mit durchströmtem Objekttisch bzw. für die Zuführung von plasmolysierenden u. dgl. Flüssigkeiten.

Wassermantel, Rührapparat. Der Apparat besitzt einen Wassermantel von 5 cm Dicke und ca. 15 Liter Volum. Die zwei schraubenförmigen Rührer A sind in durchlöcherten Messingröhren, die bis an den Boden reichen, eingeschlossen, so daß ein energisches Vermischen der Flüssigkeit erreicht wird. Das Rührwerk wird von einem Elektromotor getrieben. Die Schnur (mit Wachs eingeriebene Angelschnur) bewegt sich sehr dicht am Okular B vorüber und muß deswegen der Außenbekleidung des Thermostaten sehr nahe liegen. Für diese Bekleidung ist 1 cm dicker Filz gewählt, mit Ausnahme der Oberseite, die mit dünnerem Filz und darüber Wachstuch bedeckt ist, wegen der unangenehmen Berührung des Gesichtes mit dem Filz bei der Beobachtung. Diese Oberseite der Bekleidung (die in der Zeichnung ganz fortgelassen ist) wird beim Einlassen des Mikroskopes und des Objektes ganz entfernt und der dreiteilige Deckel (der also kein Wasser, sondern eine 1 cm dicke Asbest-Schicht enthält) aufgeklappt.

Dicht am Boden befindet sich ein Ausflußhahn C.

Heizung. Wie bei Rutgers' Thermostat[1] wird das Wasser elektrisch geheizt durch vier 0.25 Amp. Kohlenfadenlampen D, die in Messinghülsen eingesteckt werden. Die vier Lampen zusammen sind imstande die Innenluft des Schrankes ungefähr 10^0 pro Stunde zu erwärmen; d. h. in der von mir vorgeschlagenen Terminologie, 0.17 Minutgrad, eine sehr geringe Geschwindigkeit. Dennoch wurde hierbei alsbald die Beobachtung gestört durch das Beschlagen des Deckglases: das Mikroskop wurde ja hauptsächlich durch Strahlung

[1] A. a. O., S. 25.

erwärmt, die Erhitzung des Präparates ging also äußerst langsam vor sich, und aus der Luft schlug der Wasserdampf auf das Deckglas nieder. Dieser Übelstand machte sich natürlich in viel stärkerem Maße geltend, als ich eine schnellere Erhitzung mittels Eingießen warmen Wassers zu erreichen suchte.

Wärmeregulierung. Der elektrische Thermoregulator E ist nach dem gleichen Prinzip wie der Rutgers'sche gebaut[1]: ein großes Quecksilbergefäß ist mit einem festen (F) und einem verschiebbaren (G) Drahtkontakt versehen; sobald der letztere Platindraht durch Wärmeausdehnung des Quecksilbers dessen Oberfläche berührt, wird ein galvanischer Strom geschlossen, der den Magnet eines Relais betätigt, wodurch der Heizstrom unterbrochen wird. Auch das Relais ist wie bei Rutgers aus einer gewöhnlichen Klingel hergestellt, deren Klöppel zum Unterbrecher des Heizstromes umgebaut ist.

Eine praktische Änderung ist aber die Vorrichtung zur genauen Einstellung des Platindrahtes mittels einer Skala (I), die nach Eichung die vorherige ungefähre Einstellung der zu erreichenden Temperatur gestattet. Diese Vorrichtung ist unentbehrlich für das Einhalten einer uniformen Erwärmungsgeschwindigkeit; das Verschieben des Platindrahtes um 2.5 mm entsprach bei diesem Regulator einer Temperaturänderung von 1^0; die Höchstleistung mit 4 Lampen betrug, wie erwähnt, 1^0 in 6 Minuten, und man hat es nun in der Hand, die Heizung schneller oder langsamer vor sich gehen zu lassen, indem man den Draht G jede 6, jede 10 usw. Minuten um 2.5 mm emporschiebt.

Die Amplitude der Temperaturschwankungen im Innern des Kastens betrug bei diesem Apparat 0.2^0, später nicht weniger als 0.4^0 (wahrscheinlich infolge Verschmierung der Quecksilberkuppe durch zu starke Funken, welchem Übelstande bei der jeweiligen Anordnung der Relais-Schaltung nicht genügend abzuhelfen war). Selbstverständlich wäre diese Leistung durch Vergrößerung des Quecksilbergefäßes, Verengung des Steigrohres, Verringerung der Stromstärke usw. bedeutend zu steigern, dies war aber vorläufig

[1] Vgl. Ostwald-Luther's Physiko-chemische Messungen, 1910, S. 115.

nicht nötig. Außerdem hat das Stativ, worauf das Objekt ruht, eine so große Wärmekapazität, daß die Temperaturschwankungen des Mantelwassers wohl größtenteils ausgeglichen werden.

Wärmemessung. Ein Thermometer (J) befindet sich im Wassermantel, in einer durchlöcherten Messingröhre. Die Temperatur des Innern kann mit einem Thermometer (K) gemessen werden, das auf der Höhe des Objektes liegt. Wie die Temperatur des Objektes oder seiner nächsten Umgebung gemessen werden soll — entweder thermoelektrisch oder ebenfalls mittels Quecksilberthermometer — hängt davon ab, welche Art „Heiztisch" gebraucht werden soll, jedenfalls ist dafür eine der Öffnungen L, M oder N bestimmt.

Feuchtigkeit der Innenluft. Die Erhaltung eines angemessenen Feuchtigkeitsgrades der Innenluft bietet ein schwieriges Problem dar. Wenigstens in meinen Vorversuchen, da ich ein *Trianea*-Pflänzchen entweder auf einem Objektträger oder in einem Glasschälchen beobachtete, trocknete die dünne Flüssigkeitsschicht unter dem Objektiv alsbald ein, und konnte nur durch das umständliche Öffnen des Deckels ersetzt werden. Ich habe, wie Rutgers, versucht die Luft durch Bedecken der Seitenwände mit feuchtem Filtrierpapier und durch eine Wasserschicht auf dem Boden (das Stativ wurde dann in ein passendes Metallschälchen eingesetzt) feucht zu erhalten, aber dennoch mußte der Thermostat einige Male geöffnet werden zum Anfeuchten des Papiers und des Präparates. Allerdings würde dieser Übelstand bei Verwendung eines „Heiztisches" fortfallen.

Durchlüftung. Die beständige Lufterneuerung und -durchmischung wurde bewirkt mittels eines Wassertrommelgebläses (O), das reine Außenluft ansaugt und diese durch die Öffnung P und eine lange im Badewasser verlaufende Metallspirale, welche dicht am Boden des Innenraumes ausmündet, in den Thermostat hineinbläst. (Eine Saugpumpe ist natürlich bei diesem nicht hermetisch geschlossenen Thermostaten nicht anwendbar.) Weil die Geschwindigkeit des Durchblasens nicht zu groß werden darf, damit die Luft vor dem Eintreten in das Innere des Thermostaten richtig

die Temperatur des Mantels annehme, habe ich den Druck reguliert mittels eines Manostaten (Q)[1] und eines Quetschhahnes. Außerdem geht die Luft durch einen mit Wasser gefüllten Kolben (R), der besonders, wenn der Thermostat schnell auf eine höhere Temperatur gebracht werden soll, erwärmt werden kann und die durchgehende Luft mit Wasserdampf sättigt.

Kreuztisch und Einstellung. Zum Bewegen des Objektes diente ein eigens für diesen Thermostaten angefertigter Kreuztisch, der an Stelle des drehbaren Objekttisches angebracht wird. In zwei senkrecht aufeinander stehenden Richtungen kann das Präparat um 1 cm verschoben werden; man muß also Sorge tragen, daß das Objekt vor dem Schließen des Thermostaten ungefähr eingestellt ist. Die beiden Triebknöpfe ragen an der rechten Seite aus dem Kasten heraus und sind ablösbar, damit sie erst nach dem Einsetzen des Mikroskopes durch die Wandöffnungen hindurch auf ihre Achsen gesetzt werden. Auch die Triebstange (S) für die grobe Einstellung des Tubus — die feine Mikrometerbewegung ist hier ohne Vorteil —, die an der linken Seite des Thermostaten sichtbar ist, wird erst nach dem Einsetzen des Mikroskopes anstatt des linken Schraubenkopfes angebracht. Man bewegt also das Objekt mit der rechten Hand, während die linke die Einstellung bedient.

Beleuchtung und Vergrößerung. Vom Gebrauch eines Kondensors und von Verwechslung der Objektive konnte abgesehen werden; der Kreuztisch war ja um mehr als 1 cm höher als die Frontlinse des Kondensors und für meine Zwecke genügte eine 3—400malige Vergrößerung vollkommen. Ich benutzte Objektiv C und Mikrometer-Okular 3, mit eingeschobenem Tubus zwecks Luftraumersparnis. Der Spiegel empfing Licht von einer Nernstlampe, durch zwei runde, in der vorderen Doppelwand eingelassene Spiegelglasfenster von 12.5 cm Durchmesser. Ich habe nur dieses Licht benutzt, und das Tageslicht mittels eines Blechschirmes abgeschlossen. Auch habe ich gewöhnlich durch Zwischenschieben einer roten Glasscheibe die chemisch wirksameren Strahlen ausgeschlossen, weil sie die Strömung beeinflussen könnten; die Beob-

[1] Vgl. Luther-Ostwald, a. a. O., S. 293.

achtung wurde hierdurch nicht gestört. Molisch hat an seinem Apparat auch eine Triebstange zum Einstellen des Spiegels; um die Anzahl der Öffnungen möglichst zu beschränken, habe ich hiervon abgesehen, obwohl das Einstellen mit den Händen nach dem Einsetzen des Mikroskopes etwas beschwerlich war.

Abkühlung. Für Heizung über Zimmertemperatur genügten vorläufig die vier Lampen. Für mittlere Temperaturen zwischen 10 und 20° mußte kaltes Leitungswasser durchgeführt werden; zu diesem Zweck ist bei T eine Zufluß-, bei U eine viel weitere Abflußöffnung angebracht; um eine konstante Geschwindigkeit dieses Wassers zu erzielen, wurde ein konstantes Niveau (V) mit Überlauf (ein vertikal gestellter Kühler ohne Innenrohr) eingeschaltet. Für Temperaturen unter 10° kann der Strom durch Eis geführt werden, oder man kann den Thermostatmantel mit Eis oder einem Kältegemisch füllen; hierzu dienen zwei Öffnungen (W und X), von denen die letztere unter dem Flüssigkeitsniveau liegt und daher mit einem fest verschraubten Deckel versehen ist.

Für die schnelle Abkühlung, die nach den Versuchen bei höheren Temperaturen notwendig ist, um die Kontrollmessung bei der Normaltemperatur auszuführen, wurde erstens der Regulator auf die verlangte Temperatur eingestellt, und dann so lange jedesmal ½ L warmes Wasser durch C abgezapft und ebensoviel kaltes durch J hineingegossen, bis das Relais wieder anschlug. — Hier taten sich aber sehr störende Umstände auf: erstens dauerte es mehrere Stunden, bevor Luft, Stativ und Objekt die Normaltemperatur wieder erreicht hatten, und zweitens trat starke Taubildung auf, weil ja die Luft zuvor soviel wie möglich mit Dampf gesättigt war, und dadurch wurden Objektiv und Deckglas längere Zeit so gut wie undurchsichtig. Es versteht sich, daß wenn die Innenluft trocken sein dürfte (wenn also das Objekt sich in einer eigenen Kammer befände), dieser Schwierigkeit abgeholfen wäre.

Durchströmung des Objektes. Wenn in dem „Heizschrank" ein „Heiztisch" angebracht wird, welcher eine eigene Durchwässerung braucht, so muß das Leitungswasser schon ungefähr die Temperatur des Mantelwassers angenommen haben, bevor es den Tisch

erreicht. Deshalb ist bei Y ein (doppeltes) Zuflußrohr angebracht, das in eine, im Mantelwasser verlaufende, Metallspirale übergeht und im Schrankinnern mit dem Objekttische verbunden werden kann. Die (ebenfalls doppelte) Abflußöffnung Z hat keine Spirale und geht unmittelbar durch den Mantel hindurch, da das Wasser dann nicht mehr erwärmt zu werden braucht; das Rohr ist sogar mit einer isolierenden Asbestpackung versehen, so daß man, die Stromrichtung umkehrend, kaltes oder heißes Wasser unabhängig von der Manteltemperatur dem Objekte zuführen kann. — Die Vorrichtung ist, wie gesagt, in der Doppelzahl angebracht, damit das eine Röhrensytem für das Durchleiten von Wasser durch den Objekttisch, das andere für den Zu- und Ablauf von plasmolysierenden u. dgl. Flüssigkeiten durch die eigentliche Objektkammer diene.

Vorzüge und Nachteile dieses Apparates. Aus dem Obenstehenden geht schon hervor, daß der vorliegende Thermostat in erster Linie geeignet ist für die Konstanterhaltung von Temperaturen zwischen 0° und 45° für lange Zeit, und von Temperaturen bis 50° für kürzere Versuchsdauer. Seine besonderen Vorzüge sind: 1. die große Wärmekapazität, die Temperaturschwankungen ausgleicht; 2. die Miterwärmung des Objektivs, so daß es das Objekt nicht abkühlen kann; 3. die Gelegenheit, die Beobachtungen mit monochromatischem (rotem) Licht auszuführen.

Unter die Nachteile ist zu rechnen: 1. die langsame Heizung und Kühlung, besonders des Mikroskopes; 2. das Austrocknen des Objektes bei Erhitzung in trockener Luft, und das Beschlagen der Glasteile bei Erwärmung in feuchter Atmosphäre; 3. die mangelhafte Temperaturmessung. Diese Nachteile sind so schwerwiegend, daß der Thermostat für Untersuchungen im Sinne Blackman's unbedingt einer Ergänzung in Gestalt eines heizbaren bzw. abkühlbaren Objekttisches bedarf[1].

---

[1] Ob der Heizschrank sogar ganz entbehrt werden könnte, kann ich noch nicht entscheiden. Es ist ein nicht zu unterschätzender Vorteil, daß die Umgebung des Objektes gleichmäßig temperiert ist (s. „Thermostaten mit konstantem Temperaturgefälle" in Ostwald-Luther, S. 105).

Im Paragraph 7 werde ich die mit diesem Thermostaten ausgeführten Experimente zusammenfassen; jetzt mögen einige Versuche zur Herstellung eines heizbaren Objekttisches beschrieben werden, die Anfang 1915 vom Mechaniker des botanischen Instituts, Herrn Roelink, ausgeführt wurden.

---

§ 5. Ansätze zur Konstruktion eines „Mikrothermostaten".

Die heizbaren Objekttische nach Velten, Nägeli, Pfeffer und Flesch sind an sich schon recht brauchbar. Wenn man die Gasheizung Pfeffer's durch eine elektrische ersetzt, und wie die anderen drei Autoren strömendes Wasser anwendet, so ist der Apparat im Prinzip fertig. Es sollen nur einige Verbesserungen angebracht werden; so z. B. ist das Untertauchen des Objektivs ins Wasser, obwohl nützlich, insofern es dann die Temperatur des Objektes nicht beeinflußt, verwerflich; die Regulation soll verfeinert werden; und der Apparat soll in den Heizschrank hineinpassen. Es hätte wahrscheinlich nicht schwer gehalten, einen „Heiztisch" zu konstruieren, der den genannten u. ä. Prinzipien genügte, aber ich habe diese Aufgabe nicht zu Ende gebracht, weil die Hauptschwierigkeit in der Schädigung des Objektes lag, so daß ich mich mit einer möglichst einfachen Apparatur begnügt habe, die mir gestattete nachzuforschen, ob die erwähnte Schädigung auch beim „Heiztisch"-Prinzip auftrete.

Ein Objekttisch (vgl. Fig. I). Eine 13.0 bei 9.5 bei 2.0 cm messende Dose aus starkem Kupferblech, mit genau überfallendem Deckel, ist mit einem runden Glasfenster A (Diam. 3.5 cm) im Boden und mit einer federnd einschiebbaren Messinghülse B mit Glasfenster (Diam. 3.0 cm) im Deckel versehen. Zwei ungefähr 1 cm hohe Brücken (C) mit Klemmfedern dienen zur Befestigung des Objektglases. Im Deckel ist ein Zuflußrohr (D) mit Luftloch (E), in der unteren Hälfte ein Abflußrohr (F) mit Vorrichtung für konstantes Niveau. Weiter sind vorläufig nur die Öffnungen für Thermometer (G) und Thermoregulator (H) angebracht. Es ist

also nur einfache Durchströmung vorgesehen, keine gesonderte Objektkammer vorhanden; der Apparat soll ja noch ausgebaut werden.

Das „Heizrohr". Weil die Verzögerung des Protoplasmas auch in diesem Heiztisch auftrat und möglicherweise durch die Kupferteile oder den nachher angebrachten Lacküberzug bedingt sein könnte, habe ich versucht ob die Erscheinung auch aufträte in einem einfachen, fast ganz aus Glas bestehenden Apparat (s. Tafel

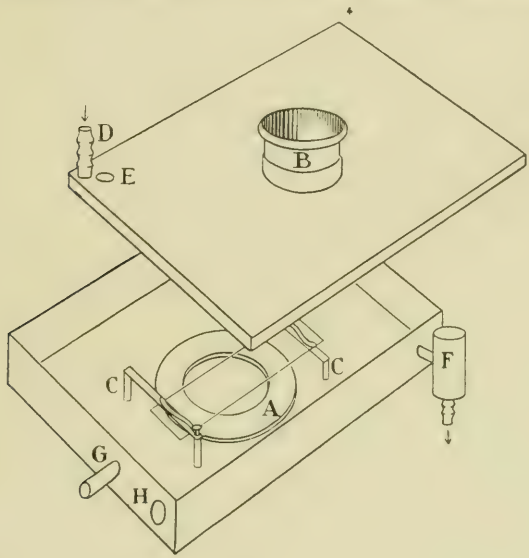


Fig. I.

V). Dazu ließ ich ein Glasrohr (A) von 3.5 cm Durchmesser und 16 cm Länge von zwei Seiten derart flach blasen, daß eine obere Fläche von 3 cm und eine untere von 11 cm Länge gebildet wurde, deren die letztere auf dem Objekttisch ruhen sollte. Im übrig bleibenden 1.5 cm hohen Raum befinden sich Thermometer (B), Regulator (C) und Objekt (D). Letzteres wird durch zwei silberne Federn (E) gegen die obere Fläche des Objektrohres gedrückt; die Trianea-Wurzel, unter einem Deckglas, wird gegen Druck geschützt durch zwei longitudinal auf das Objektglas gelegte Glas- oder Holzstreifen.

Die Blätter der Pflänzchen ragen in dem seitlichen Hohlraum in die Luft, die durch eine Öffnung im Pfropfen zugelassen wird. Das Wasser, das durch die zugespitzte Einflußröhre (G) in das „Heizrohr" mit Kraft hineingespritzt wird, und damit selbsttätig die Rührung besorgt, steht also unter atmosphärischem Drucke und muß auf konstantem Niveau erhalten werden mittels des weiten, oben offenen, Abflußrohres (H), das exzentrisch in die Korke (I) eingebohrt ist und durch Drehung der letzteren höher oder niedriger eingestellt werden kann.

Ein Nachteil ist, daß die dem Objektiv zugekehrte Rohrwand sehr uneben ist; vielleicht ließe der Apparat sich durch Zusammenkitten planparalleler Glasplatten in einer mehr vollendeten Form darstellen. Auch die Pfropfen wären vielleicht zu vermeiden. Ich habe bei meinen Versuchen zwar nur gut ausgekochte Korke benutzt, und wenn die Stromgeschwindigkeit eine große ist, wird der Einfluß des Wandmaterials auf das Objekt nur unbedeutend sein können, aber man soll ja nur möglichst einwandfreies Material verwenden.

Der Thermoregulator. An den Regulator für einen so kleinen Apparat müssen besondere Anforderungen gestellt werden, und es ist mir noch nicht gelungen, diesen gerecht zu werden. Erstens soll der Tauchkörper, des kleinen verfügbaren Raumes und der Wärmekapazität wegen, wenig voluminös sein, so daß die hieraus resultierende geringere Ausdehnungsfähigkeit (d. h. Empfindlichkeit) durch Verfeinerung der Steigröhre aufgewogen werden muß, und das hat wegen der Adhäsion des Quecksilbers wiederum seine Grenzen. Zweitens kann die Steigröhre nur eine beschränkte Länge besitzen, denn gesetzt, daß man eine Niveausteigung von 1 mm pro Zehntelgrad und einen Temperaturbereich von -10^0 bis $+70^0$, also im ganzen von 80^0 erzielen will, so müßte man eine Kapillare von 80 cm Länge anwenden! Man kann aber auch eine kurze Kapillare mit festem Kontaktdraht anbringen, wenn man eine Stellschraube mit Mikrometerverteilung für die Einstellung verwendet. Dabei bleibt noch die Schwierigkeit bestehen, daß Luft durch den Schraubengang eindringt, daß die elektrischen Funken die Queck-

silberoberfläche verunreinigen u. dgl. Vorläufig habe ich jedoch das in Tafel III abgebildete Modell gebraucht.

Der Quecksilberbehälter hat eine Länge von 150 mm und einen Durchmesser von 7 mm, und steht mittels eines Stieles mit engem Lumen in Verbindung mit der Steigkapillare (J), die einen Durchmesser von 0.3 mm hat; hieraus ergibt sich eine Niveausteigerung in der Steigkapillare von annähernd 1.5 mm pro Zehntelgrad. Die Kontaktstelle (S) im Kapillarrohr bleibt, wie gesagt, konstant; die Elektrode ist ein 0.1 mm dicker Platindraht, der durch ein der Kapillare aufgesetztes Hartgummikäppchen geht. Die Stellschraube (K) bildet die andere Elektrode; sie taucht in eine Erweiterung der Stielkapillare ein, und bewirkt hier die für eine Erhitzung von —10° bis —70° erforderliche Volumverminderung von 57 cmm. Der Stiel und die Steigkapillare sollen frei in die Außenluft herausragen; ein Teil des Quecksilbers, es sei denn ein kleiner Teil, ist also der Kammertemperatur ausgesetzt, was die Genauigkeit beeinträchtigen muß.

Das Relais. War das starke Funken des für den Heizschrank benutzten Relais schon für diesen wenig empfindlichen Regulator sehr hinderlich, für den feinen Regulatormechanismus des Objekttisches war diese Vorrichtung völlig unbrauchbar. Deshalb wurde hier eine andere Form der Stromunterbrechung gewählt, die sich anfangs gut bewährt hat, und deswegen ebenfalls in Tafel III abgebildet ist; bei späteren Untersuchungen hat sie sich dennoch als unbrauchbar erwiesen, so daß ich auf die Beschreibung des Apparates ganz verzichten kann. Wahrscheinlich ist die Verschmierung der engen Kapillare am besten durch Hintereinanderschaltung mehrerer Relais zu umgehen. Vielleicht müßte man für diesen Zweck den Quecksilberregulator ganz verlassen und z. B. zum Doppelspiralprinzip greifen, das auch eine leichtere Konstruktion gestattet[1].

Heizung bzw. Abkühlung. Der Heizkörper (U), bestehend aus einer Kohlenfadenlampe, die von einer doppelten wasserdurchflossenen Messingwand umgeben ist, befindet sich möglichst dicht

[1] Vgl. Ostwald-Luther, S. 115.

an dem Heizrohr. Es wäre für die Empfindlichkeit der Regulation viel besser, ihn in den Objektraum zu verlegen, aber für vorläufige Versuche genügte diese Aufstellung. Das Wasser wurde von dem schon im 4. Paragraphen erwähnten konstanten Niveau (V) geliefert; hier ist ja Einhaltung einer absolut konstanten Stromgeschwindigkeit unerläßlich, weil die Temperatur weitgehend von dieser Geschwindigkeit abhängig ist. Für hohe und tiefe Temperaturen genügten die Lampe und das kalte Wasser natürlich nicht, und mußte ihre Wirkung durch den Hilfsthermostaten (W) unterstützt werden; dieses selbständig regulierte Gefäß wurde auf einen, ca. 1^0 unter der Versuchstemperatur gelegenen, Wärmegrad gebracht, so daß nur diese kleine Differenz durch den Heizkörper ausgeglichen zu werden brauchte.

Es wurde also folgendermaßen verfahren. Vor dem Versuche, der z. B. den Einfluß einer Erwärmung von 20^0 auf 30^0 festzustellen bezweckte, wurde das Heizrohr auf 20^0 temperiert. Alsdann wurde der Hahn (X) geöffnet, so daß das Wasser, statt durch A zu fließen, weglief, und das Objekt wurde in dem Rohr befestigt. Der Hahn (X) wurde dann wiederum geschlossen, und nachdem der Wasserstrom und die Temperatur in A wieder hergestellt waren, wurde die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung bei 20^0 gemessen. Sodann wurde, während der möglichst schnellen Erhitzung des auf 29^0 eingestellten Hilfsthermostaten und unabhängig von der Temperatur dieses letzteren, der Regulator in regelmäßigen Zeitintervallen von Grad zu Grad verstellt, bis 30^0 erreicht war. Nachdem die Messungen der Geschwindigkeit bei dieser Temperatur beendet waren, wurde der Hilfsthermostat, etwa durch Eisstückchen, schnell auf 19^0 abgekühlt, und unabhängig von seiner Temperatur, der Regulator regelmäßig zurückgestellt bis 20^0 erreicht war.

Leistungen dieser Apparatur. Da es sich herausstellte, daß dieser einfache Apparat starke Temperaturschwankungen zeigte, wurde untersucht, wie diese durch Änderung der Bedingungen zu verringern seien. Hierbei wurden z. B. während einer Viertelstunde jedesmal Zeitpunkt und Temperatur beim automatischen Auslöschen bzw. Zünden der Heizung beobachtet, sowie die Maximal-

und Minimaltemperaturen mit den diesbezüglichen Zeitpunkten. Dadurch konnte man 3 Sachen feststellen: 1. die Brenndauer im Verhältnis zur Versuchsdauer, 2. die Temperaturamplitude, 3. den Betrag des Temperaturnachhinkens. Das Ergebnis war wie folgt: I. Die Schwankungen sind am geringsten, wenn die Temperatur des Leitungswassers nicht viel unter der gewünschten Temperatur liegt, und wenn der Strom geschwind ist. Also das Wasser soll möglichst nahe zum gewünschten Hitzegrad vorerwärmt werden und sich schnell bewegen. II. die Geschwindigkeit muß sehr konstant sein, denn die mittlere Temperatur ist von ihr weitgehend abhängig. III. Das Nachhinken (gleichbedeutend mit Unempfindlichkeit) ist zwar bei geringerer Geschwindigkeit am stärksten, weiter bei niedrigen Temperaturen am stärksten beim Maximum, bei höheren beim Minimum, es ist aber nicht sehr variabel, und hauptsächlich von der Wärmekapazität des Heizapparates und des Regulators abhängig. IV. Die Brenndauer steigt mit der Temperatur; ich konnte mit dem Lämpchen keine höhere Temperatur als etwa 25° erzielen; das Einschalten mehrerer Lampen ist aber unzweckmäßig, weil diese die Wärmekapazität des Systems erhöhen, und damit die Empfindlichkeit herabsetzen würden; für das Erzielen höherer Temperaturen ist es mithin unerläßlich, daß man das Wasser vorerwärmt.

Die Richtigkeit dieser Schlußfolgerungen zeigte sich nach Erhöhung des Flüssigkeitsniveaus, Verwendung weiter Zuflußröhren und Vorerwärmung. War das Leitungswasser nach Vorerhitzung 17.3°, der Regulator auf 18° eingestellt, so war die Amplitude 0.3° (alle 35—40 Sek.), das Nachhinken äußerst gering; war das Leitungswasser 30.4°, der Regulator 31°, so war die Amplitude 0.5° (alle 50—60 Sek.); auch bei 42—43° betrug die Amplitude nur 0.6°. Wenn man sich noch vergegenwärtigt, daß die Temperaturextreme nur sehr kurz währen, so daß die Schwankungen eigentlich viel geringer zu veranschlagen sind — wenn man die Möglichkeit einer Verfeinerung des Regulatormechanismus, einer Verstärkung und einer besseren Stellung des Heizkörpers, und eines besseren Wärmeschutzes des ganzen Systemes überwiegt — so wird man mit mir

glauben müssen, daß die Lösung des Mikrothermostat-Problems viel mehr in dieser Richtung als im Heizschrank-Prinzip zu finden ist[1].

---

§ 6. Die Versuchstechnik.

Das Pflanzenmaterial. Die *Trianea*-Pflänzchen wuchsen in einem zementierten Becken, worin das Wasser 10—15 cm hoch stand, so daß die älteren Pflanzen im Boden wurzeln konnten, in einem kalt temperierten Gewächshaus. Die Tagestemperatur des Wassers betrug 20—25°, stieg während der Sommermonate einige Male über 28° und war im Herbste ungefähr 20° oder weniger. Mit Rücksicht auf die Wichtigkeit der thermischen Vorgeschichte eines Kolloids wie das Protoplasma ist[2], habe ich diese Temperaturen regelmäßig aufgezeichnet. — Ende Oktober 1912 war die Mehrzahl der im Aquarienhaus wachsenden Pflänzchen kränkelnd, vielleicht weil das Wasser zu kalt wurde, wahrscheinlicher aber durch die verminderte Lichtintensität, denn in einem Aquarium von 25° wuchsen sie zu dieser Zeit kaum besser. Durch Ausscheiden der kranken Pflanzen wurde der Verfaulung nur kurze Zeit entgegengearbeitet. Anfang Dezember war nichts mehr mit den *Trianeä* zu machen; erst Ende Februar fingen sie wieder zu wachsen an. Genau die gleichen Erkrankungserscheinungen machten sich Ende 1915 geltend.

Um die zarten Wurzelhaare möglichst wenig zu verletzen, verfuhr ich jedesmal so, daß ich einen Objektträger ins Aquarium tauchte und das Pflänzchen damit auffing. Dann wurde, über Wasser, sehr vorsichtig ein Deckglas aufgelegt und von dem ganzen Präparat eine Skizze angefertigt, um darauf die beobachtete Stelle

---

[1] Ein nicht geringer Nachteil dieser kleinen Apparate ist ihre Empfindlichkeit gegen leichte Erschütterungen, die sich den Wurzelhaaren mitteilen und die Beobachtung stören. Die Rührung kann deswegen nicht durch mechanischen Antrieb stattfinden.

[2] Zum Belege vgl. man die Mitteilung J. Clark's in Report Br. Assoc. Adv. Sci., Edinburgh 1892, S. 760.

zu markieren. Zur Beobachtung wurden nur die parallel zum Deckglas entspringenden, unbeschädigten Wurzelhaare mit normalem Protoplasma ausgewählt.

Die Geschwindigkeitsmessungen. 1. Das Mikrometer. Es wurde ein Okular-Netzmikrometer von 5×5 mm benutzt, mit Teilfeldern von 0.5 mm Seitenlänge; die gewöhnlichen Strichmikrometer wirken ermüdend auf das Auge, wenn man nur eine kürzere Strecke beobachtet. Dieser Abstand wurde nämlich je nach der Strömungsgeschwindigkeit gewählt, für sehr starke Strömung wird der Fehler am geringsten sein über eine große Strecke, im entgegengesetzten Fall würde der Zeitverlust zu groß sein. Am vorteilhaftesten ist eine solche Strecke, die in 5—15 Sekunden durchlaufen wird. Darum wurde jede der 11 Ordinaten und Abszissen in Gedanken mit den Buchstaben a—k bezeichnet, so daß z. B. e—g die Länge von 2 Teilfeldern, d. h. 1 mm bedeutet. Natürlich wurde gleich im Anfang die Seitenlänge eines Teilfeldes mittels Objektmikrometer in μ bestimmt für alle Okulare (meistens Meßokular 3 von Zeiß) und Objektive (meistens C), die in Anwendung kamen. Der Tubus wurde, soweit die Größenverhältnisse des Schrankes dies zuließen (Objektivbrennweite, Einbettungsmethode), nur in eingeschobenem Zustande verwendet, weil er sonst leicht unwillkürlich eingeschoben wird, und so wurde selbstverständlich auch die Vergrößerung bestimmt. Es wurden mehrere Fehlerquellen untersucht, aber nur eine horizontale Verschiebung des ganzen Okulars im Tubushalse verursacht einen ziemlich großen Fehler, einen Spielraum von nämlich ca. 1 %, so daß man Sorge tragen muß, während der Beobachtung nicht am Okular anzustoßen.

2. Die Messungen. Das rotierende Protoplasma des *Trianea*-Wurzelhaares gestattet sehr leicht Geschwindigkeitsmessungen. Obwohl der Strom eine Schraubenlinie beschreibt, sind doch ihre Windungen so locker, daß man große Strecken als gerade Linien betrachten kann. Größere Massen und kleine Körnchen nehmen an der Bewegung teil; wenn man aber erwartet, daß erstgenannte die langsameren seien, so wird man bemerken, daß dies nicht zutrifft; man kann weder zwischen diesen Stromelementen, noch etwa

zwischen wandständigen und frei schwimmenden Partikeln einen Geschwindigkeitsunterschied nachweisen, so daß man einfach jedes deutlich unterscheidbare Teilchen für die Messung ins Auge fassen kann. Es ist jedoch notwendig, die Mikrometerteilung parallel zur Stromrichtung zu stellen, denn nur wenn die Abweichung der Richtlinie von der Stromrichtung über 10 Intervallen in der Längsrichtung 1 Intervall in der Querrichtung ist, wird der Fehler in der Längenmessung (wie eine einfache Berechnung zeigt) kleiner als 0.5 % sein können.

Anfangs wurden die Messungen derart ausgeführt, daß mittels einer Arretier-Uhr die Zeit bestimmt wurde, worin der Strom eine bestimmte Strecke durchlief. Diese Uhren leiden aber auf die Dauer das fortwährende Rückspringen nicht, und für diese kurzen Zeiten fällt der Fehler des ungenau Stoppen und auf 0 Springen zu sehr ins Gewicht. Deshalb wurde später mittels eines Metronoms die Strecke bestimmt (in Zehntel eines Intervalles abgeschätzt), welche in 10—15 Sekunden durchlaufen wurde. Es ist hier gewiß die beste Methode.

Für jede Geschwindigkeitsbestimmung wurden 10—50 Einzelbestimmungen ausgeführt. Obwohl die Fehlerberechnung ergab (s. unten), daß 25 Messungen bei genügender Sorgfalt vollkommen ausreichen, so wurde doch, wo nur irgend Anlaß und Gelegenheit für größere Genauigkeit bestand, eine größere Zahl gebraucht. Nach je 19 Messungen wurden immer Zeit und Temperatur abgelesen.

3. Die Aufzeichnung. Hier sei ein Versuchsprotokoll für 25 Messungen angeführt:

1 Interv. = 32.8μ. Vergr. 3/C. Tub. 134 mm, ohne Rev. (Haar) I.
In 10 Sek. (Metron.):

Zeit.	Temp.							Mittel				pro Min.
12.20	19.70°	↓	5.3	5.1	4.7	4.6	4.4	4.8	Interv.	in	10″ =	944 ,,
			5.7	4.9	4.7	4.4	4.6	4.7	,,	,,	10″ =	925 ,,
12.27	19.70°	↓	5.0	5.0	4.8	4.8	4.9	4.9	,,	,,	10″ =	964 ,,
			4.3	5.3	5.2	5.0	5.2	5.0	,,	,,	10″ =	984 ,,
12.30	19.75°	↓	4.9	5.1	4.9	5.0	4.7	4.9	,,	,,	10″ =	964 ,,
12.32	19.80°							4.86×32.8μ		in	10″ =	956 μ

Die Pfeilspitzen bedeuten die Stromrichtung, und zwar ist mit ↓ (κατω) eine apikalwärts, mit ↑ (ἀνω) eine zur Wurzel zurückgekehrte Strömung gemeint. Anfangs schien es oft, als ob diese Richtungen eine verschiedene Geschwindigkeit besaßen, nach vielen Wiederholungen glaube ich jedoch, daß die Erscheinung nur eine zufällige war.

4. Die Berechnung. Der mittlere Fehler wurde in der üblichen Weise berechnet (das verbesserte Rechenschema Charlier's[1] ist hierbei sehr bequem), und der wahrscheinliche Fehler durch Multiplikation mit $\frac{2}{3}$ daraus erhalten. Es hat sich ergeben, daß der Fehler der Geschwindigkeitsbestimmungen außerordentlich gering ist. Im obigen Beispiele ist der mittlere Fehler 0.06, der wahrscheinliche 0.04, oder prozentisch nur 1.2 bzw. 0.8 %, die Geschwindigkeit mithin 945—968 bzw. 949—964 μ pro Minute. In allen Versuchen fand ich höchstens etwa 3 % mittleren Fehler, im allgemeinen aber 1—2 %.

Dieser Umstand ist es, der mich veranlaßte, alle systematischen Fehler möglichst zu beseitigen, auch sehr geringfügige Temperaturschwankungen zu verringern usw., in der Hoffnung, daß hier ein äußerst exaktes Versuchsmaterial vorliege. Es ist mir aber nicht gelungen sicherzustellen, ob der hohen Präzision der Bestimmungen auch eine genügende Richtigkeit entspricht[2]. Soll man nicht die progressive Verzögerung (s. nächsten Abschnitt) als einen systematischen Fehler betrachten, der die Richtigkeit beeinträchtigt? und was soll man von der Zahlenserie in Versuch 29 denken, wo im Laufe einiger Stunden eine Geschwindigkeitsschwankung stattfindet? Bei einem so variablen Objekt wie den Wurzelhaaren kann man die Reproduzierbarkeit der Bestimmungen ausschließlich durch sofortige Wiederholung prüfen, dann soll man aber identische Zahlen erhalten. Im allgemeinen zeigten die Messungen befriedigende Übereinstimmung.

---

[1] W. Johannsen, Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 2. Aufl., 1913, S. 695.

[2] Vgl. Ostwald-Luther S. 2.

5. Die graphische Darstellung. Die erhaltenen Mittelwerte wurden in ein Koordinatensystem eingetragen, und zwar die Zeit auf die Abszisse, die Geschwindigkeit auf die Ordinate. Dabei wurden die von Ostwald-Luther[1] gegebenen Vorschriften berücksichtigt, so daß die Kurve nicht an Punkten, sondern an Rechtecken angeschmiegt wurde. Wenn also, wie im obigen Beispiele, die Messung von 12.20 bis 12.32 dauerte, und die Geschwindigkeit zwischen 945 und 968 μ pro Minute sich befand, so wurde mittels dieser vier Größen ein kleines Rechteck konstruiert, und die Kurve hier durchgezogen. Auf diese Weise bekommt man auch graphisch einen Eindruck von der Zuverlässigkeit bzw. Variabilität der Resultate.

6. Versuche mit *Avena*. Wie schon anfangs erwähnt, haben auch die Wurzelhaare von *Avena sativa* sich als nötigenfalls brauchbares Versuchsobjekt erwiesen. Zwar sind die Haare viel schmäler als die der *Trianea* (14 gegen 65 μ) und kürzer, die Rotation viel träger (420 gegen 700 μ pro Minute), die Beobachtung somit schwieriger; andererseits empfiehlt sich *Avena* durch die Leichtigkeit, womit es sich das ganze Jahr hindurch in genau dem gleichen Wachstumsstadium herbeischaffen läßt, durch die Abwesenheit grüner Blätter und durch die Kleinheit des Objektes, schließlich durch den Umstand, daß *Avena* ein in vielen Richtungen erprobtes Versuchsobjekt ist. Es kann also wertvolles Vergleichsmaterial abgeben.

Ich verfuhr derart, daß ich am ersten Tage die Haferkörner in Wasser legte; am zweiten Tage auf feuchtes Filtrierpapier; am vierten Tage wurden 10 schön gekeimte Körner ausgesucht und damit 2 Zylindergläser beschickt. Diese waren mit einem Stückchen Hydrophile-Gaze überzogen und die keimenden Körner darin gesteckt, so daß die Wurzeln frei herunterwachsen konnten. Am siebenten Tage wurde die beste Wurzel ausgesucht, die Gaze wurde rings herum mit einer Schere ausgeschnitten und mit dem Keimling auf den Objektträger ausgebreitet.

Anfangs wurde als Kulturflüssigkeit nur Wasser gebraucht. Weil aber die Versuche Hansteen's[2] den günstigen Einfluß des Kalziums auf die Wurzelhaarbildung und auf die Entwicklung der Wurzel

[1] A. a. O., S. 26. [2] A. a. O.

überhupt gezeigt hatten, wurden auch in dieser Richtung Versuche gemacht, die jedoch nicht zum erwarteten Resultat führten. Die Ca-K-Wurzeln bildeten sich zwar schön aus, die Haare entwickelten sich aber häufiger in den H_2O-Kulturen. Dann wurde endgültig reines Wasser gewählt, welches für die Versuchsanordnung (Durchströmung) ungleich große Vorzüge bot.

Die Experimente mit *Avena* sind jedoch in den Hintergrund getreten. Ich will nur noch erwähnen, daß ich einmal gesehen habe, daß Haare ohne Strömung, als sie einige Augenblicke dem Sonnenlicht ausgesetzt waren, lebhafte Rotation zeigten. Bei *Trianea* habe ich aber nichts von einer solchen Empfindlichkeit der Rotation für Licht bemerken können.

§ 7. Beobachtungsergebnisse.

Die Verzögerung. Schon bei meinen ersten Versuchen fiel es mir auf, daß die Geschwindigkeit des Protoplasmas in längeren Zeiträumen nicht konstant war, und auf vielerlei Weise habe ich versucht festzustellen, ob hier schädliche Einflüsse im Spiel seien. Sowohl wenn die Pflänzchen auf einem Objektträger ausgebreitet, unter Deckglas beobachtet wurden, wie in einem offenen Glasschälchen frei schwimmend unter einer Wasserimmersionslinse (Zeiß Apochr. 2.5 mm), welche Methode durch Beweglichkeit der Wurzel sehr beschwerlich war, wie auch unter einem möglichst kleinen Deckgläschen, trat bei 25° eine merkliche Verzögerung auf. Es konnte also m. E. weder Kohlensäureansammlung noch Sauerstoffmangel daran schuld sein. Ich erhielt z. B. unter einem 20 × 40 mm Deckglas:

Versuch 10:

Anfang		995 μ'[1]	(mittl. Fehler	$\pm$ 20 μ').
Nach	5½ St.	767 μ'	(„ „	$\pm$ 18 μ')
„	20 St.	738 μ'	(„ „	$\pm$ 10 μ')
„	24 St.	695 μ'	(„ „	$\pm$ 14 μ').
„	43 St.	620 μ'	(„ „	$\pm$ 14 μ').
„	53 St.	558 μ'	(„ „	$\pm$ 13 μ').

[1] μ' bedeutet: ... μ pro Minute.

Mit kleinstem Deckglas (10 × 20 mm):

Versuch 13.

Anfang		932 μ'	(mittl. Fehler ± 22 μ').
Nach	4½ St.	846 μ'	(„ „ ± 14 μ').
„	17 St.	866 μ'	(„ „ ± 15 μ').
„	42 St.	746 μ'.	
„	51 St.	615 μ'.	

Man könnte zwar denken, die Temperatur von 25° wäre schon schädlich, obwohl die Pflänzchen in einem auf 25° temperierten Wasserbecken gewachsen waren, und eine 10° höhere Temperatur anscheinend nicht schädlicher ist (s. unten). Einige Versuche bei 20°, wobei die mit kleinem Deckglas versehenen Objekte in eine halbwegs mit Wasser gefüllte Petri-Schale eingelegt wurden, zeigten jedoch die gleiche Erscheinung. Hierbei wurden jedesmal zwei verschiedene Haare beobachtet.

Versuch 45.

		Haar I.	Haar II.
Nach	1 St.	1150 μ'	995 μ'
„	2 St.	1110 μ'	935 μ'
„	3 St.	1120 μ'	980 μ'
„	4 St.	1110 μ'	975 μ'
„	6 St.	1080 μ'	965 μ'
„	25 St.	985 μ'	965 μ'
„	26 St.	955 μ'	945 μ'

Versuch 49[1].

		Haar I.	Haar II.	Haar III.	Haar IV.
Nach	1 St.	1220 μ'	1230 μ'	1170 μ'	1230 μ'
„	2 St.	1190 μ'	1260 μ'	1120 μ'	1190 μ'
„	3 St.	1170 μ'	1200 μ'	1080 μ'	1210 μ'
,	4 St.	1190 μ'	1260 μ'	1140 μ'	1190 μ'

[1] Für die Haare I und II sind jedesmal 25 Bestimmungen ausgeführt, für III und IV nur 5. Trotzdem ist die Übereinstimmung auffallend. Wenn man die Zahlen „nach 2 Stunden" gleich 100 setzt, so ist:

		I	II	III	IV
nach	6 St.	95	94	94	94
„	10 St.	87	87	90	91
„	26 St.	85	83	87	77
„	29 St.	80	82	—	—

	Haar I.	Haar II.	Haar III.	Haar IV.
Nach 5 St.	1170 μ′	1230 μ′	1050 μ′	1060 μ′
„ 6 St.	1130 μ′	1180 μ′	1050 μ′	1120 μ′
„ 7 St.	1090 μ′	1140 μ′		
„ 10 St.	1030 μ′	1090 μ′	1010 μ′	1080 μ′
„ 11 St.	1060 μ′	1170 μ′		
„ 12 St.	1070 μ′	1160 μ′		
„ 26 St.	1010 μ′	1050 μ′	970 μ′	920 μ′
„ 27 St.	990 μ′	1080 μ′		
„ 28 St.	1010 μ′	1040 μ′		
„ 29 St.	950 μ′	1040 μ′		

Ebenso wurde bei 17.5° deutliche Verzögerung beobachtet (Versuchstechnik wie oben):

Versuch 48.

	Haar I.	Haar II.
Nach 1 St	900 μ′	900 μ′
„ 2 St.	930 μ′	950 μ′
„ 3 St.	910 μ′	920 μ′
„ 4 St.	935 μ′	950 μ′
„ 5 St.	950 μ′	970 μ′
„ 6 St.	970 μ′	965 μ′
„ 25 St.	810 μ′	810 μ′
„ 27 St.	785 μ′	780 μ′
„ 29 St.	790 μ′	760 μ′

Aus diesen und ähnlichen Versuchen scheint mit Sicherheit hervorzugehen, daß auch bei der größten Sorgfalt und unter Vermeidung aller denkbaren schädlichen Einflüsse, unter den jeweiligen Versuchsbedingungen nach 6—10 Stunden eine bedeutende Verzögerung der Protoplasmaströmung eintritt.

Mit dieser Verzögerung geht auch eine merkliche Veränderung der Protoplasmastruktur einher. Während das normale Protoplasma in allen Wurzelhaaren anfänglich sehr gleichmäßig flüssig, feinkörnig ist, in den jüngsten Haaren nur an der Spitze ein wenig der Zellwand adhärierend, wird meine Struktur allmählich gröber, und zwar z. B. in Versuch 49 nach 10 Stunden deutlich klumpicht.

Jetzt tat sich die Frage auf, ob diese Zustandsänderung vielleicht eine Folge des Alterns der Haare während der Beobachtung sei. Über die Lebensdauer der Wurzelhaare und der Wurzel ist nichts

bekannt; zwar ist es an sich nicht wahrscheinlich, daß Wurzeln von 10—20 cm und Haare von 0.5—1.5 cm Länge so schnell wachsen und altern, daß hieraus innerhalb 10 Stunden merkliche Zustandsänderungen hervorgehen; ich habe mich dennoch bemüht, die Geschwindigkeit bei jüngeren und älteren Haaren derselben Wurzel zu messen. Und zwar habe ich jedesmal mit den älteren angefangen, damit der Zeitfaktor sich am schwächsten bemerkbar machen könne, weil ja inzwischen (die Beobachtungen erstreckten sich hierbei über mehrere Stunden) die jüngeren alterten.

Die Untersuchung hat ergeben, daß entweder kein Geschwindigkeitsunterschied zwischen jungen und alten Haaren bemerkbar war, oder ein unregelmäßiges Abnehmen der Geschwindigkeit in den älteren Haaren. Ich führe zwei Versuche an (beide bei 25°).

Versuch 19[1].

Haar	I (älteste, gleiche Zone)	1080 μ'
„	II	1390 μ'
„	III	1240 μ'
„	IV	1150 μ'
„	V	1730 μ'
„	VI	1670 μ'
„	VII	1310 μ'
„	VIII	1180 μ'
„	IX	1155 μ'
„	X	995 μ'
„	XI (jüngste)	1555 μ'
„	XII „	1312 μ'

Versuch 20[2]. Umgekehrte Reihenfolge, also verschärfter Gegensatz.

Haar	I (jüngste, gleiche Zone)	646 μ'
„	II	1080 μ'
„	III	963 μ'
„	IV	1340 μ'

[1] Zwischen I und XII verliefen 6 Stunden; XII wurde im Gesichtsfelde belassen und noch zweimal untersucht:

nach	9 St.	1250 μ'
„	21 St.	1040 μ'

[2] Zwischen I und XI verliefen 5 Stunden; XI wurde 9 Stunden später nochmals beobachtet: die Geschw. war nur noch 1010 μ'.

Haar	V	1077 μ'
„	VI	882 μ'
„	VII	1113 μ'
„	VIII	847 μ'
„	IX	1026 μ'
„	X	1020 μ'
„	XI (älteste)	1200 μ'

Die Erwartung hat sich also keineswegs erfüllt; man kann also ruhig annehmen, daß nicht das Altern der Haare für die Geschwindigkeitsabnahme verantwortlich zu machen ist. Andere Faktoren müssen im Spiele sein.

Vielleicht wäre das Verwenden des Aquariumwassers als Beobachtungsmedium Ursache von Verwesung der Stoffwechselprodukte und Mikroorganismen. Bei längerem Aufenthalt in Leitungswasser, und überdies Beobachtung in rotem Licht, wurde jedoch das gleiche Ergebnis erhalten (Temp. 25°):

Versuch 28.

	Haar I (jung)	Haar II (älter).
Nach 1 St.	1270 μ'	—
„ 2 St.	—	1370 μ'
„ 5 St.	1120 μ'	1280 μ'
„ 9 St.	1100 μ'	1270 μ'
„ 21 St.	1060 μ'	Starre!
„ 24 St.	840 μ'	

Jetzt wurde versucht, wie der kupferne durchströmte Objekttisch sich verhielt. Bei 21° wurde das Protoplasma sehr stark geschädigt; in allen Haaren war es am Schluß des Versuches zu großen Klumpen zusammengeballt:

Versuch 47.

	Haar I.	Haar II.
Nach 2½ St.	1150 μ'	1170 μ'
„ 5 St.	1110 μ'	1110 μ'
„ 23 St.	770 μ'	660 μ'

Der Versuch wurde wiederholt; jedoch mit einer Paraffinschicht auf den Kupferteilen des Apparates. Das Ergebnis war bei 18° wiederum Verzögerung:

Versuch 53.

		Haar I.	Haar II.
Nach	2½ St.	1020 μ'	850 μ'
„	4½ St.	980 μ'	850 μ'
„	25 St.	550 μ'	550 μ'

Der Versuch wurde nochmals wiederholt, nachdem das Kupfer mit Zeiß Stativlack angestrichen war; dieser Lack wird im Muffelofen eingebrannt und gibt wahrscheinlich fast keine löslichen Bestandteile ab. Bei einer Temperatur von 27° (über Nacht wurde kein Wasser durchgeführt und sank die Temperatur auf 18—20°) trat auch Verzögerung auf:

Versuch 56.

		Haar I.	Haar II.
Nach	4½ St.	1650 μ'	1630 μ'
,	26½ St.	1420 μ'	1380 μ'

Auch im durchströmten gläsernen Objektrohr, worin das Tageslicht frei eindrang, so daß hier von den natürlichen Verhältnissen am wenigsten abgewichen wurde, war Verzögerung erkennbar:

Versuch 57. Temp. 28° (über Nacht $\pm$ 18°.)
Nach 1 St. 1720 μ'; nach 27 St. 1540 μ'.

Versuch 58. Temp. 25° (über Nacht $\pm$ 18°).

		Haar I.	Haar II.
Nach	1 St.	1030 μ'	1190 μ'
„	5½ St.	960 μ'	950 μ'
„	26 St.	730 μ'	760 μ'

Man sieht somit in allen Versuchen einen unverkennbaren „Gang" auftreten, der mit einer sichtbaren Zustandsänderung des Protoplasmas verknüpft ist. Geschieht das schon bei sicher harmlosen Temperaturen, die während der günstigsten Vegetationszeit im Nährwasser der *Trianea* herrschen, so ist es unmöglich bei höheren Temperaturen den Umfang der progressiven Wärmeschädigung richtig einzuschätzen; wird auch diese Schädigung sich nicht eher und stärker bei höherer Temperatur geltend machen? Man darf doch verlangen, daß eine unversehrte Pflanze, die in annähernd unveränderten Wachstumsbedingungen verbleibt (abgesehen vom ho-

rizontalen Stand der Wurzel und der Beschädigung vieler Wurzelhaare), während 24 Stunden annähernd normal funktioniere.

Ich habe darum gemeint, es hätte keinen Zweck, die geplante Untersuchung über andere Temperaturen auszudehnen, so lange die Versuche mit einem systematischen Fehler unbekannten Ursprungs behaftet waren. Nur aus methodischen Rücksichten schien es mir erwünscht, mich mit meiner Apparatur bei anderen Wärmegraden zu orientieren.

Konstante Temperatur 30° (31°).

Versuch 31. Erste Messung bei 25°, 2½ St. nach dem Einsetzen in den Heizschrank; dann erwärmt auf 30°; 2½ St. später nächste Messung. Protoplasma schon nach 8½ St. ein wenig klumpicht; schließlich ganz aus großen sich fortwälzenden Massen bestehend.

Temp. 25°.	Nach	2½ St.	760 μ′
„ 30°.	„	5 St.	1040 μ′
	„	8½ St.	1060 μ′
	„	9½ St.	1040 μ′
	„	21 St.	920 μ′

Versuch 32. Um die lange Vorbereitung in Versuch 31 zu umgehen, unmittelbar auf 30° erwärmt.

Nach ½ St. 1360 μ′. Nach 3 St. 1035 μ′.

Versuch 35. Das Objektglas wird auf einer Brücke (zwei Glasstäbchen) in ein Färbegläschen gelegt, und dieses so weit mit Wasser gefüllt, daß das Deckglas nur wenig höher als die Wasseroberfläche liegt und die Wurzel in das Wasser taucht.

Nach	1 St.	1590 μ′	(± 20 μ′).
„	3 St.	1587 μ′	(± 18 μ′)
„	5 St.	1717 μ′	(± 21 μ′)
„	24 St.	1622 μ′	(± 23 μ′)

Versuch 37. Versuchsanordnung wie unter 35.

		Haar I.	Haar II.	Haar III.
Nach	2½ St.	1581 μ′ (± 16 μ′)	1467 μ′ (± 22 μ′)	1589 μ′ (± 24 μ′)
„	4½ St.	1579 μ′ (± 21 μ′)	1486 μ′ (± 32 μ′)	1544 ι′ (± 25 μ′)
„	22½ St.	1306 μ′ (± 12 μ)	1303 μ′ (± 14 μ′)	1360 μ′ (± 15 μ′)

Versuch 43. Temperatur 31°. Objektglas in Petrischale mit Wasserschicht. Von den zwei beobachteten Haaren zeigt I eine Hemmung auf der Mitte seiner Länge, wodurch die Strombahn auf die basale Hälfte beschränkt ist.

	Haar I.		Haar II.
Nach	½ St. 1910 μ′	Nach	1 St. 1915 μ′
„	1½ St. 1830 μ′	„	3 St. 1940 μ′
„	3½ St. 1720 μ′	„	4 St. 1800 μ′
„	22½ St. 1420 μ′	„	23 St. 1760 μ′
„	24 St. 1400 μ′		

Versuch 44. Temperatur 31°. Pflanze mit der größten Vorsicht auf dem Objektglas aufgefangen.

	Haar I.	Haar II.
Nach	1 St. 2240 μ′	1970 μ′
„	3 St. 2000 μ′	2100 μ′
„	4 St. 2070 μ′	2140 ι′
„	25 St. 1710 μ′	1620 μ′

Aus diesen sechs Versuchen scheint hervorzugehen, daß 30° noch keinen schädlichen Einfluß auf die Protoplasmaströmung hat, wenigstens die Geschwindigkeit in 24 Stunden ist nicht mehr herabgesetzt als wir bei 20—25° fanden. In Versuch 32 ist schon nach 3 Stunden eine bedeutende Verzögerung eingetreten, in Versuch 44 ist die Bewegung nach 4 Stunden im einen Haar verzögert, im anderen sogar beschleunigt, wie auch in Versuch 37. Aus Versuch 43 ist zu ersehen, wie übrigens zu erwarten war, daß mechanische Verletzungen die Strömung progressiv beeinträchtigen.

Vorübergehende Erwärmung 20° — 30° — 20°.

Wie schon im 5. Paragraphen erörtert, lag es in der Absicht, jeder Geschwindigkeitsbestimmung bei einer bestimmten Temperatur eine solche bei einer Normaltemperatur vorangehen und folgen zu lassen: eine vorher, um den Temperaturkoeffizient bestimmen zu können; eine nachher, um die Reversibilität der Zustandsänderung zu prüfen. Der Versuch wurde mit dem Heizschrank zweimal gemacht, wobei es sich aufs neue herausstellte, wie wenig dieser Appa-

rat den besonderen methodischen Anforderungen des Problems gewachsen war. Während eines zweistündigen Aufenthaltes bei 20° wurde die erste Messung vorgenommen, dann wurde möglichst schnell bis 30° geheizt; diese Temperatur wurde vom Wassermantel innerhalb 1 Stunde, von der Innenluft erst nach 3 Stunden erreicht. Nach der Bestimmung wurde auf 20° abgekühlt, welche Arbeit wiederum mehrere Stunden in Anspruch nahm.

Versuch 54.

				Haar I.	Haar II.
Temp.	20°.	Nach	1½ St.	960 μ'	960 μ'
„	30°.	„	4 St.	1640 μ'	1650 μ'
„	20°.	„	23 St.	710 μ'	770 μ'

Versuch 55.

Temp.	20°.	Nach	1½ St.	920 μ'	830 μ'
„	30°.	„	5½ St.	1580 μ'	1430 μ'
„	20°.	„	23 St.	730 μ'	670 μ'

Berechnet man hieraus die Temperaturkoeffizienten 30°/20°, so erhält man

aus Versuch 54	1.71	und	1.71
aus Versuch 55	1.72	und	1.73

somit eine verblüffend genaue Übereinstimmung, die ich als eine vorläufige Rechtfertigung des hier gewählten Verfahrens der Koeffizientenbestimmung ansehen möchte.

Berechnet man weiter das Verhältnis der zweiten Zahl für 20° zur ersten, so bekommt man die Größen (die also ein Maß für die Irreversibilität der Schädigung abgeben):

0.74 und 0.80; 0.79 und 0.81.

Auch diese Übereinstimmung im Grade der Geschwindigkeitsabnahme, auf die ich schon bei Versuch 49 die Aufmerksamkeit lenkte, muß irgendeine Bedeutung haben. Jedenfalls steht fest, daß die Pflänzchen zwischen der ersten und der zweiten Messung bei 20° irgendwie eine Schädigung erlitten haben; das klumpige Aussehen des Protoplasmas in beiden Versuchen nach 23 Stunden zeigte das schon an. Aber man hat zugleich die Überzeugung, daß

nicht die Erhitzung auf 30° an sich die Schädigung bewirkt hat: und das ist eben eine Möglichkeit, die bei den Versuchen nach Blackman ausgeschlossen sein soll.

Konstante Temperatur 35°.

Versuch 29. Vorherige Normalbestimmung.

Temp. 25°.	Nach 1	St.	1310 μ′
„ 35°.	„ 3½	St.	1910 μ′
	„ 4½	St.	1890 μ′
	„ 5½	St.	1750 μ′
	„ 7	St.	1810 μ′
	„ 8	St.	1860 μ′
	„ 9	St.	1850 ι′

Versuch 38. Ohne Normalbestimmung.

Nach	1½	St.	2159	± 20 μ′	2200	± 29 μ′
„	6½	St.	1913	± 28 μ′	1850	± 30 ι′
„	20	St.	1664	± 23 μ′	1518	± 28 μ′

In Versuch 29 ist die Geschwindigkeit bei 35° unregelmäßig, hat aber 6 Stunden nach Anfang der Erhitzung nur wenig abgenommen. In Versuch 38 ist jedoch nach 6½ Stunden eine deutliche Verzögerung eingetreten; die Struktur des Plasmas ist dann schon heterogen; schließlich, nach 20 Stunden, findet man nur große vakuolisierte Klumpen.

Konstante Temperatur 38°.

Versuch 40. Ohne Normalbestimmung. Pflanze in Färbegläschen eingebettet.

Temperatur.			Haar I.	Haar II.
37.75—37.90°	Nach ½	St.	2030 μ′	2250 μ′
37.95—37.95°	„ 1	St.	2300 ′	2230 μ′
37.80—37.90°	„ 1½	St.	2360 μ′	2150 μ′
37.90—37.95°	„ 2	St.	2200 μ′	2250 μ′
37.95—37.95°	„ 2½	St.	2200 μ′	2280 μ′
38.00—38.00°	„ 3	St.	2170 μ′	2550 ′
38.00—38.00°	„ 3½	St.	2200 μ′	2330 μ′
38.00—38.00°	„ 4	St.	2060 μ′	2250 μ′
38.10—38.30°	„ 4½	St.	2070 μ′	2200 μ′
38.30—38.30°	„ 5	St.	1990 ′	2120 μ′
38.15—38.20°	„ 5½	St.	1990 μ′	1930 μ′
38.30—38.30°	„ 6	St.	2050 μ′	2300 μ′

Obwohl der Schrank vor dem Einbringen des Objektes schon auf 38° geheizt worden war, hat offenbar das Öffnen des Deckels usw. das Temperaturgleichgewicht auf längere Zeit gestört, so daß erst nach 4—5 Stunden die „Anfangsgeschwindigkeit" bei 38.30° bestimmt werden konnte (vorausgesetzt, daß der Mikroskoptisch schon die Temperatur der umgebenden Luft angenommen hatte!). Dann aber war die Geschwindigkeit schon im Abnehmen begriffen; teilweise vielleicht, weil das Präparat anfing auszutrocknen; nach 5 Stunden wurde Wasser beigefüllt. Nach 5½ Stunden weist II keine Störung mehr auf, die Bewegung stockt während der Messung, alles Protoplasma hat sich in der Haarspitze angesammelt. Nach 5.40 ist dieser Klumpen in lebhafter Bewegung begriffen, ein Haufen trennt sich ab und schwimmt fort, kehrt nach 5.47 zurück, verursacht ein starkes Gewühl in der Masse, woraus ein neuer Klumpen fortströmt. Nach 5.52 erreicht die innere Strömung einen Höhepunkt, immer neue Klumpen reißen sich los; nach 6 Stunden ist fast alles Plasma wieder frei. Diese auffallenden Erscheinungen hängen wahrscheinlich mit dem Austrocknen zusammen.

Die Schädlichkeit dieser hohen Temperatur kann nach diesen Daten nicht beurteilt werden. Jedenfalls scheint die Verzögerung nach 6 Stunden nicht ansehnlich zu sein.

Konstante Temperatur 39°.

Versuch 42. Pflanze in Petrischale eingebettet, um dem Austrocknen möglichst lange vorzubeugen.

Temperatur.		Haar I.	Haar II.
38.85—39.05°	Nach 1 St.	2520 μ′	2550 μ′
39.00—39.10°	„ 1½ St.	2310 μ′	2520 μ′
39.20—39.90°	„ 2 St.	2200 μ′	2490 μ′
39.50—39.65°	„ 2½ St.	2250 μ′	2490 μ′
39.35—39.50°	„ 7 St.	2280 μ′	2310 μ′
39.35—39.40°	„ 7½ St.	2080 μ′	2330 μ′
39.00—39.15°	„ 8 St.	2040 μ′	2200 μ′
39.00—39.25°	„ 8½ St.	2000 μ′	2250 μ′

(Während der Beobachtung nach 2 Stunden trat am Regulator ein Defekt auf, infolgedessen die Temperatur zu hoch stieg.)

Es ist auffallend, daß nach 8½ Stunden bei 39° noch keine Wärmestarre auftritt. In einem anderen Versuche wurde der Schrank von 25° an möglichst schnell erhitzt; nach 2 Stunden war die Lufttemperatur 38°, die Geschwindigkeit[1] 1600—1700 μ'; nach 2½ Stunden die Temperatur 40.8°, die Geschwindigkeit 1000 bis 1500 μ'; nach 2¾ Stunden 41.1° bzw. 600—700 μ' usw Hier trat die Starre also schon bei 40° in die Erscheinung; vielleicht war darauf der Umstand, daß mit einer schwächlichen Pflanze im November gearbeitet wurde, von Einfluß. Die Reversibilität der Verzögerung konnte mit diesem Apparat offenbar nicht geprüft werden.

---

§ 8. Zusammenfassung.

1. Für das Blackman'sche Schema sind, wenn es auf die Protoplasmaströmung angewendet wird, absolute Geschwindigkeitszahlen unbrauchbar; alle Bestimmungen sollen auf eine Normaltemperatur bezogen werden.

2. Der „Mikrothermostat" soll daher nicht nur auf genaue Konstanterhaltung einer Versuchstemperatur, sondern nicht weniger auf leichte sichere Einstellung jeder beliebigen Temperatur und auf beliebige „Erhitzungsgeschwindigkeit" eingerichtet sein.

3. Die Literatur über mikroskopische Heiz- und Gefrierapparate hat nur wenige gute Prinzipien und keinen einzigen universell anwendbaren „Mikrothermostat" zu verzeichnen.

4. Ein neuer elektrisch geheizter und regulierter Mikroskopschrank wird vorgeführt. Dieser Thermostat eignet sich besonders für Konstanterhaltung einer bestimmten Temperatur, sehr schlecht für Temperaturwechsel.

5. Versuche zur Konstruktion eines wasserdurchströmten „Heiztisches" und eines „Heizrohres" mit elektrischer Heizung und

[1] Einzelne Messungen. Bei diesen hohen Temperaturen, wo die Schädigung schnell vor sich geht, verliert die statistische Methode offenbar ihren Zweck, und muß man sich mit Einzelbestimmungen begnügen.

Regulierung, und die vorteilhafteste Arbeitsweise, werden beschrieben.

6. Das Heranzüchten des Pflanzenmaterials (*Trianea* und *Avena*), und die Ausführung der Messungen und Berechnungen werden dargestellt.

7. Die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung nimmt in längeren Zeiträumen stetig ab, ohne daß es gelungen ist, schädliche Einflüsse (CO_2-Ansammlung, O_2-Mangel, zu hohe Temperatur, Alterszustand, oligodynamische Wirkungen, Lichtmangel) dafür verantwortlich zu machen; dieser unbekannte Faktor war Ursache, daß die Untersuchung aufgegeben wurde.

8. Sogar eine Temperatur von 38^0 scheint von *Trianea* längere Zeit ohne Schaden ertragen zu werden.

9. Die unter 1. angedeutete Methode der Koeffizientenbestimmung wird für $30^0/20^0$ erprobt und ergibt in schöner Übereinstimmung 1.71.

Zeist, im Dezember 1921.

On Whorled Phyllotaxis.

I

Growth Whorls

By

J. C. Schoute.

1. Introduction. Besides my „Beiträge zur Blattstellungslehre" which appear in this same periodical[1], I intend to publish a separate series of papers on whorled phyllotaxis.

The aim of my researches will be a double one. In the first place they are a necessary complement of the general studies in phyllotaxis. As I pointed out beforehand[2] the wide-spread occurrence of whorls in flowers and in other parts of plants is not to be explained by any theory of phyllotaxis given as yet. In the second place we shall never get a right insight into the morphology of the flower, which is still the base of systematic botany, unless we get a clear idea of the relations between spiral and whorled arrangements in the flower It is now nearly a century ago that von Martius enounced the opinion[3] that all floral whorls were in reality spirals. This view has since been shared by nearly all the leading morphologists[4]; and indeed the common case of a $^2/_5$ calyx is a very convincing argument.

Nevertheless nothing is known of the way in which spirals are transformed into whorls, and it is indeed very difficult to understand this phenomenon.

---

[1] I, Die Theorie, vol. X 1913, p. 153: II, Über verästelte Baumfarne etc., vol. XI, 1914, p. 95.

[2] l. c. 1913, p. 319.

[3] von Martius, Über die Architektonik der Blumen, Isis 1829, p. 335.

[4] cf. e. g. L. J. Celakovsky, Über den phylogenetischen Entwickelungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone II Sitz.-Ber. böhm. Ges. d. Wiss. Math. Nat. Cl. 1900 III; J. Velenovsky, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Prag 1905—1910, III p. 846.

The works of Schimper and Braun[1] contain a careful description of the facts which they observed in the transition of spiral to whorled phyllotaxis as seen in the adult condition: an explanation of the phenomena, however, was not tried.

All whorls are described by them in terms of spiral construction; the case of alternating whorls of four members is considered to be a $^1/_4$ phyllotaxis. Between the last member of a lower whorl (the cyclur) and the first member of a higher whorl (the cyclarch) the divergence is altered by the prosenthesis. Most authors on phyllotaxis have made the observation that the introduction of this notion of prosenthesis gave no explanation of the phenomena and that nothing was gained by it. Undoubtedly this is quite true, but when we carefully read the authors' descriptions, we come across some valuable elements. In the first place we admire their thorough observation, the detailed statement of facts. They were the first to see that whorls do not always alternate[2] but can also be put together in a more complex way, of which many instances are described. But perhaps their most valuable contribution is the distinction they make[3] between „untere Wirtel", low whorls, occurring in the vegetative regions of the plant, and „obere Wirtel", high whorls, in the inflorescences and in the flowers. According to the authors, the difference between them is, that pentamerous whorls in the vegetative regions are formed from a $^1/_5$ phyllotaxis, whereas the higher pentamerous whorls are $^2/_5$ spiral constructions.

It is quite probable that the conception of the low whorls as being derived from a $^1/_5$ spiral phyllotaxis will prove to be wrong; but that

[1] K. Fr. Schimper, Beschreibung des Symphytum Zeyheri und seiner zwei deutschen Verwandten der S. bulbosum Schimper und S. tuberosum Jacq., Geigers Magazin für Pharmacie Bd. 28, 1829, reimpressed in Heidelberg 1835 without the authors knowing; Al. Braun, Vergleichende Untersuchungen über die Ordnung der Schuppen an den Tannenzapfen etc., Nova Acta phys. med Ac. C. L. C. n. c. 15, 1831, p. 196; Al. Braun Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung etc., Flora, 18, 1, 1835, p. 145, 161, 177.

[2] Symphytum, l. c. p. 82, Tannenzapfen, l. c. p. 360, S. 99.

[3] Tannenzapfen, p. 355, Vorträge, l. c. p. 164.

a hitherto unexplained difference between those two kinds of whorls exists, is in my opinion quite certainly the case, and a well-established theory of phyllotaxis should explain this remarkable difference.

Schimper and Braun did not try to explain the phenomena they described; Braun especially was inclined to think that any further step after the description of facts was impossible as these phenomena were the expression of ideas inherent to the living plant. Schimper was obviously more bent towards physiological conceptions and he promised to go „tiefer ins Physiologische" in his large work on phyllotaxis that was announced several times[1] but unfortunately has never been published.

Since that time, many investigators have studied the phenomena of phyllotaxis and many attempts to explain them on a more or less physiological base have been undertaken; but it is very remarkable that these attempts hardly bore on whorled phyllotaxis and chiefly endeavoured to make us understand the cause of the predominance of the numbers of the Fibonacci series.

Apart from a short paper of Goebel[2], in which whorls are derived from spirals in a phylogenetical way, no definite study of whorled phyllotaxis seems ever to have been undertaken.

This is the more surprising, as the whorled condition of phyllotaxis offers a very tempting problem, which morphologists as well as systematists often must have come across. The said problem is as follows. Since Hofmeister[3] in 1868 rejected the spiral-theory of Schimper and Braun, and expressed the opinion that leaves originate in the largest space between two lower leaves, this so-called law of Hofmeister has been the base of almost all theories on phyllotaxis. If this law holds true, the place of a leaf is determined by the position of two lower leaves, or if there are no lower leaves, by the boundaries of available space. Besides there may be various causes which act during the developmental stages of the

---

[1] Symphytum l. c. p. 119; Flora 18, 1, 1835, p. 39, ibid. p. 745.

[2] K. Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen, 21, Scheinwirtel, Flora 1912, 105, p. 71.

[3] W. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, Leipzig 1868.

leaf, which may affect secondary displacements, the so-called metatopies. When we now consider e. g. a pentamerous whorled phyllotaxis with regular alternation of the whorls, this must be understood in this way that every leaf of a whorl is determined in its position by the two nearest leaves of the lower whorl; in using the notation of Church[1] this may be expressed by denoting the system as 5 + 5.

A $^2/_5$ calyx on the contrary must be a cycle of a normal phyllotaxis of the Fibonacci series, and may be a 1 + 2 system with 144^0 divergence.

Floral morphology has taught as further that most floral pentamerous whorls, which are not discernible from a 5 + 5 system, must be derived from a 1+2 system, or at least from a system of the normal series. Now it is clear that a given phyllotaxis can originate as 5+5 or as 1+2 but not as both at the same time. For a leaf the position of which has been determined by two lower leaves, cannot at the same time originate through the influence of two others; at the utmost the other leaves can afterwards cause a metatopy of the said leaf.

The changes required to make a 5+5 system out of a 1+2 system are very considerable, and so the following two questions may be put:

Are all floral whorls really derived from spiral systems, or is it possible that there are two kinds of floral whorls, real whorls and altered spiral systems?

The second question is: by what processes are the metatopies induced, which change a spiral system into a whorled one? In respect to the first question, it may be remembered that Eichler has tried[2] to make a distinction between real floral whorls and false ones. He considered as characteristics of the false ones that the members originate in a spiral order and show differences in bulk or other peculiarities, connected with the same spiral order, and that this whorls are generally not alternating, but superposed. As true whorls on the contrary be considered those that are composed

[1] A. H. Church, On the relation of phyllotaxis to mechanical laws, London 1904.

[2] A. W. Eichler, Blüthendiagramme, Leipzig, 1875—78, part I, p. 8.

of similar members, arising and developing at the same time, and alternating regularly.

This distinction, however, was afterwards abandoned by Eichler: many whorls, which arise in spiral order, show afterwards no differences in any respect from real whorls, whereas other whorls, which arise simultaneously take afterwards the characteristics of the spiral system. Other whorls, which are both in their development and in their adult form undeniably spiral systems, notwithstanding alternate regularly. In all these respects Eichler found so many transitional stages that he was not able to draw a line between both forms, and three years later he was inclined to think that perhaps all floral whorls were contracted spirals[1].

This view, which has been shared, as mentioned above, by most morphologists, is still corroborated by the fact that leading authorities in systematic botany hold the opinion that the whorled condition in flowers is in general younger, and that the original flowers had only spiral arrangements of their parts.

In the above lines I hope to have made clear my double aim of consolidating the theory of phyllotaxis and of elucidating the floral morphology.

For the solution of the problems alluded to, it will be necessary to begin to study the whorled systems in the vegetative regions and the inflorescences.

For it is only in those regions that we can hope to meet clear conditions. In the flowers the whorls occur in so restricted numbers, and the succeeding whorls differ so much from each other, that the difficulties become too numerous.

In the vegetative regions the conditions are much more stable, a given system may be traced over a good deal of organs, and so there is much more chance to gather some knowledge of the acting causes.

As we shall see, in the vegetative region there are also different kinds of whorls. I will treat them in separate papers, and this first one will be devoted to a very clear and simple case of false whorls, that I have designed as growth whorls.

[1] ibid. II p. XIV.

2. Lilium Martagon. Among the several species of the genus *Lilium*, there are some which are mentioned in the literature as having whorled leaves. In Engler und Prantl[1], we find three of such species, viz. *L. Martagon*, *L. canadense* and *L. superbum*. Out of these three I have studied *L. Martagon L.* of which sufficient material grows in the Groningen Botanic Gardens[2]; as we shall see below, the two other species, as judged from the figures and tables in the literature[3] generally show the same conditions.

The shoots of *L. Martagon* are not throughout verticillate in all their parts. First the axis bears above the soil some singleplaced leaves; then come nearly always two whorls of large crowded leaves; above these there are again some smaller scattered leaves, which are in their turn succeeded by the still smaller bracts subtending the flowers.

The leaves of the two whorls, which are largest and most numerous, have obviously so much impressed the descriptive botanists, that very often the whole plant is said to have folia verticillata, in other cases however the scattered leaves above the whorls are also mentioned.

The number of whorls in the Groningen plants was constantly two; or in very weak and not-flowering shoots occasionally only one; in Curtis[4] we find that one to three whorls may occur. The number of leaves in a single whorl may differ considerably; according to Curtis there may be from four to twenty leaves in a whorl. Two succeeding whorls in most cases do not contain the same number of leaves; they are in no respect regular, alternating whorls. On nine stems I counted in the two whorls:

---

[1] Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien II, 5, p. 60, 61; Leipzig 1888.

[2] Number 6844 of the Garden Catalogue.

[3] For *L. canadense:* Curtis's Botanical Magazine, London XXI, 1805, tab. 800. XXII, 1805, t. 858, CI 1875, t. 6146, L. van Houtte, Flore des Serres. Gand, XI, 1856, t. 1174, XXI, 1875, t. 2191, 2192. For *L. superbum* Curtis XXIV, 1806, t. 936, van Houtte X, 1855, t. 1014/5.

[4] l. c. C. 1874, text to t. 6126.

Shoot no.	Number of leaves		Shoot no.	Number of leaves	
	first whorl	second whorl		first whorl	second whorl
1	13	12	6	15	11
2	13	13	7	15	15
3	13	13	8	15	21
4	13	15	9	19	20
5	13	20	—	—	—

The same peculiar heteromery seems to occur in the two other Lilies, mentioned above; one of the figures in Curtis[1] shows a shoot of *L. canadense* with three successive whorls of 6, 3 and 4 leaves; and a specimen of *L. Superbum* in the Groningen herbarium[2] has two successive whorls of 10 and 8 leaves.

There are however also cases, viz. in *L. canadense*, in which no whorls occur at all, but all the leaves are scattered on the shoot; this appears from the description (foliis sparsis et verticillatis[3]) and from a figure[3].

From the foregoing it would seem, as if we had here a peculiar whorled phyllotaxis, which was not to be explained further in any way. A closer examination however, soon shows, that this whorled condition has arisen from a normal spiral phyllotaxis in a very simple and conceivable way, viz. by a very unequal growth of the parts of the stem between the leaves, some remaining undeveloped, whereas others attain a considerable length.

To give an adequate idea of the position of the leaves on a whole shoot of *L. martagon*, I have drawn fig. 1, which gives a representation in $1\frac{1}{2}$ natural size of the above shoot no 1, divided into six successive parts. In the middle of each part a dotted line marks an orthostichy of the stem (which was in reality a little twisted, in an irregular way, but which showed by the course of its fibres how the original orthostichy was to be followed).

[1] l. c. XXI, 1805, t. 800.

[2] from Biltmore Herbarium, 2651b.

[3] Curtis l. c., C I, 1875, t. 6146.

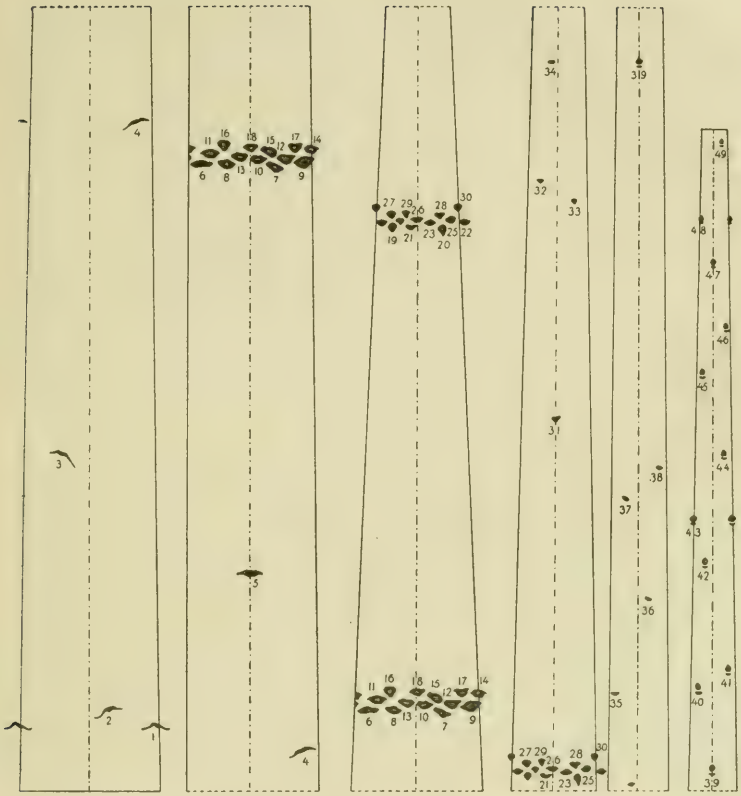


Fig. 1.

Lilium Martagon, surface of shoot with leaf-scars ½ nat. size. For explanation see text.

On both sides of this orthostichy the leaf-scars are drawn; the original drawing was in natural size. Those leaf-scars that lay on the opposite side of the stem, were represented twice, on the left and on the right; at last the straight lines at both sides of each part were drawn[1].

This figure will show that the five leaves, standing below the first

[1] As the shoot was not of the shape of a regular cone, but diminished in diameter especially above each of the whorls, these lines should properly have had another course.

whorl, are placed in a common right-winding spiral[1] with a divergence of nearly 135^0 (1—5 is nearly $360^0 + 180^0 = 540^0$). These scars are numbered in the figure according to this spiral. The leaf-scars of the first whorl appear not to form one single transverse row, but are placed at different levels. They even form clearly parastichies, and when we count these, there appear to be three in a right direction and five in a left one. These scars can therefore be numbered without any reference to the lower leaves, and when we do so, they form not only a phyllotaxis exactly of the same kind as leaves 1—5, but also their first member is the one (indicated in the figure as number 6), which stands just in the position it should have, if the whorl is the continuation of the phyllotaxis of the lower leaves.

The second whorl shows just in the same way three right-hand and five left-hand parastichies, and an independent numbering of these leaves shows that their first number is the one indicated as 19; this one has the right place in connection with the position of the highest member 18 of the preceding whorl.

Above the second whorl there are eight scars of scattered leaves. The first of them, 31 lies in the position it should have, as following from the position of the last number of the second whorl. The numbers 34—38 also lie in the expected situations, there is however a certain anomaly in the position of 32 and 33. It is true there are two leaf-scars on the orthostichies were 32 and 33 should be, but they are not in accordance with the expectation in so far, that 32 is without any doubt placed higher on the stem than 33. There is however no reason to change their numbers, for then the whole regular spiral would be disturbed. Especially when we consider that the bracts numbers 39—49 have such positions, that they form the direct continuation of the same normal spiral, we cannot avoid the conclusion that here is a certain metatopy, or that the internode between 32 and 33 has a "negative length" of 0.7 cm. From all this follows that the shoot under consideration has throughout one

[1] The direction of the spiral is taken as in most botanical works; right is ascending to the right as seen from the axis of the stem.

and the same normal Fibonacci phyllotaxis; this phyllotaxis appears undisturbed at the beginning (the first 5 leaves) and at the end (the bracts); in the middle part there are two kinds of deviations.

The first and for us the most important kind results from a very peculiar growth of the stem; the internodes above leave 5, above leave 18 and above leave 30, are stretched considerably, those between the leaves 6—18 and between 19—30 are hardly developed at all. As a result of this peculiar way of growing two agglomerations of leaves are formed, which are by no means true whorls, but which are sufficiently like whorls as to have always been described as such.

The second kind of deviation is the metatopy in longitudinal sense. A certain leaf-scar may grow up to a level, higher than that which would correspond to its order of sequence in the original phyllotaxis. This metatopy is only slightly represented here; if it had been more developed, the present investigation would have been much impeded. Differences of the same kind, but much smaller, are to be seen between the leaves of the two whorls; so 7 was placed a little below 6, 12 below 11, 20 below 19, 23 below 22.

The other shoots of the same species I examined, showed in every respect quite analogous phenomena. A second stem, number 6 of p. 190 with a quite regular left-hand spiral, will be sufficiently described by giving the lengths of the successive internodes.

Internode above leaf	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Length in mm	13	48	6	61	53	27	82	37	88	3
Internode	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Length	-1	0	2	-1	0	1	-1	2	-1	2	1
Internode	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Length	0	3	127	2	1	-2	2	-1	1	2	-1
Internode	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
Length	2	2	110	46	9	32	31	4	34	12	117
Internode	44	45	40	47	48	49	50	51	52	53	54
Length	14	22	13	12	26	9	13	19	12	19	15

The whorls are formed by 10—24 and 25—35; the adjoining internodes are very long, just as the internode between the last sterile leaf and the first bract. All this is exactly as in the first specimen. The leaves 36—43 were sterile, 44—54 floriferous bracts.

A third specimen with again a just as regular right-handed spiral showed also similar conditions:

Internode above leaf	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Length in mm	57	21	51	51	34	108	64	2	1	—1

Internode	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Length	2	0	1	2	0	1	1	—1	3	125	1

Internode	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Length	1	0	2	—1	2	1	0	1	0	1	2

Internode	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
Length	111	14	78	—4	25	8	—8	80	-14	151	16

Internode	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
Length	10	16	23	24	2	21	18	14	18	8	20

The first whorl is here 8—20, the second 21—33, the sterile leaves were 34—42, the bracts 43—54.

In the zone of the sterile scattered leaves there are here three „negative internodes", but apart from this, the most striking feature in the given figures is the close similarity to those of the two preceding stems. Considering the objects themselves, it is impossible not to recognize the regular spiral phyllotaxis, out of which the whorls are formed, the first leaf of the whorl lying just in the position prescribed by the lower leaves.

This kind of whorl, which simply arises by a peculiar kind of growth of the axis may be called growth whorls.

The idea, that whorls may arise by excessive growth of certain parts of the axis is by no means a new one. In the introduction I have already pointed out that Schimper and Braun took all whorls as contracted spirals and Delpino devoted several chapters of his „Teoria generale della fillotassi"[1] to the „sviluppi internodali regolari ritmici"[2] that gave rise to false whorls.

In all these cases, however, it was mere speculation without any conclusive evidence of the truth of the enounced opinions.

[1] Atti R. Univ. di Genova, Vol. 4, p. 2, 1883.

[2] l. c. p. 295—304.

They described the resulting whorls as quite regular; the partial growth of the axis should therefore have set in at a very early stage and the members of the future whorl should have been so little developed as to be still liable to be arranged in a regular whorl. It is very probable that in many plants this may be the case, but as yet it has nowhere been proved.

In the above considered case on the contrary, the growth of the axis is not altered before the primordia of the leaves are well developed; the arrangement of the numbers of the „whorl" remains the same, and the original phyllotaxis may easily be read even from the adult condition.

The distinction between growth and other whorls is not identical with the familiar distinction between true and false whorls. Growth whorls are a kind of false whorls, but it is by no means sure that the other whorls are all of the same kind and are all to be termed „true whorls".

3. Ferula thyrsiflora Sibth. et Sm. In this umbelliferous plant we shall come across a case of whorled phyllotaxis, that shows the greatest analogy to that of *Lilium Martagon* just described, in the higher cauline leaves and the lower bracts of the shoot.

The inflorescence of *Ferula* of course is a compound umbel; but this compound umbel is only part of a much larger mixed inflorescence, which might be called a compound raceme (panicle) of compound umbels, in which in main axis and first order of lateral axes the bracts are placed in more or less regular whorls.

Of these shoots[1] I examined 5 specimens. Of the main axis of one of these I made fig. 2, in the same way as in which fig. 1 of *Lilium* was drawn.

The first four leaves show clearly a left-hand ordinary spiral, the leaves 5—8 are already contracted into a kind of whorl; 9—11 however show the same left-hand spiral and are just placed in the spots required by that spiral. Leave 12—18 form again a conglomerate; 14 and 17 are placed somewhat higher than the rest. When we follow the „genetic" spiral, we come across some „negative"

[1] From no. 8971 of the Garden Catalogue.

internodes here; 14 is placed 9 mm higher than 15 and 17 10 mm higher than 18.

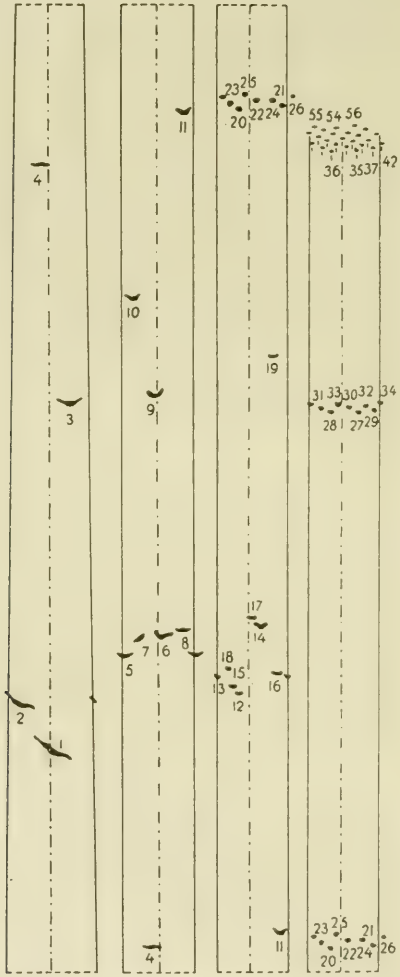


Fig. 2. Ferula thyrsiflora, surface of shoot with leaf-scars $^2/_3$ nat. size.

Leaf 19 stands solitary, on the place to be expected from the spiral; but 20—26 and 27—34 form very obvious whorls of the

same kind as those of *Lilium Martagon*. In these whorls there are clearly three left-hand parastichies to be seen; the numbers of leaves in them are too small to show the five right-hand parastichies, and the two right-hand are neither very clear.

But it is not be denied that even in those whorls a Fibonacci phyllotaxis with left-hand spiral is incorporated.

At the end of the stem, there was a terminal compound umbel, with 22 little umbels. These could all be numbered very regularly according to the same normal spiral. Only 13 of them, 35—47, arose from the axils of small bracts; the innermost 9 had no bracts at all. By the smalness of the top of the main axis it was not possible to render this part of the shoot in the figure at the same scale as the rest; the internode under the terminal umbel, which had a periphery of only about 6 mm was represented in the original figure with the same periphery of 14 mm as the lower parts; the position of the small umbels was partly plotted by construction. The bracts of the umbels are only indicated by small vertical lines.

This shoot shows us, that the whorls of bracts of *Ferula thyrsiflora* may arise in the same way as those of *Lilium Martagon* as growth whorls. The existence of a true normal Fibonacci spiral is clearly established by the regular arrangement of the umbels in the terminal compound umbel; the whorls themselves show three left-hand parastichies, so that there can be no doubt in that respect.

The four other shoots of the same plant I examined, showed generally similar conditions. Two of them had quite regular terminal compound umbels, as the one described, the position of the leaves and the bracts on the shoot was much of the same order as in the previous specimen, only still more regular in so far that they did not exhibit any „negative" internode of the stem. The fourth and the fifth shoot were somewhat less regularly built.

The terminal compound umbel of the fourth was composed of 17 rays, which were not quite regular in position and development. They might be numbered as 34—52 but the numbers 50 and 51 were absent; another anomaly was that 41 was only developed as a single flower, not as an umbel, while 49 which was placed behind 41 was an umbel again. The leaves and bracts on the shoot showed also more deviations from the regular position, as they had several „negative" internodes, one of them of 65 mm length. The fifth specimen was the most irregular; the „nega-

tive" internodes were numerous and large, and the terminal compound umbel, which was small and weak, was built of a mixture of single flowers and umbels of various size; it could not be numbered with any certainty. Here follows a survey of the lengths of the internodes of this shoot.

Internode above leaf	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Length in mm:	32	46	70	−17	64	41	−33	109	−75
Internode	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Length	80	91	−8	45	−37	−8	45	−36	155
Internode	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Length	1	0	133	-131	−2	134	−56	57	−3
Internode	28	29	30	31	32	33	34	35	36
Length	−2	7	−3	2	3	−3	7	−2	1

Although the metatopies were very considerable the divergence of the leaves and bracts was still quite normal. By the peculiar distribution of the growth of the stem, the position of the leaves becomes: 1—3 scattered, 4 and 5 near together, 6 and 8 near together, 7 and 10 at the same level, 9 and 11 near together, 13 and 16 at the same level and very near a second group composed of 12, 15 and 18; 14 and 17 together; 19, 20, 21, 23 and 24 together, 26 single, 22, 25 and 27—37 all in one conglomerate.

The terminal compound umbel followed close on 37 and was evidently much weakened by the development of 13 strong lateral axes just below it.

The foregoing observations lead us to the conclusion that in *Ferula thyrsiflora* the original phyllotaxis of the leaves of the shoot is a normal one of the Fibonacci series; in some cases more regular, in others less.

By a process of very unlike distributed growth of the different parts of the stem, the leaves are divided in single leaves, pairs of leaves and greater conglomerates; especially higher on, in the upper half of the shoot some true growth whorls are formed in this way. This process has nothing to do with the original phyllotaxis; whether this was a regular one or not the terminal umbel will show in unaltered fashion, as the elongation has not taken hold here.

This growth does not always take place in a certain internode or in some internodes; it is simply a transverse zone of the stem between the originally crowded leaves that stretches itself beyond measure.

The „negative" internodes of the stem may be so explained that this zone may be oblique and may pass over a higher and under a lower number of the original phyllotaxis. This is only a new proof for the thesis, already held by Braun[1] that the distinction between node and internode is only valuable in the case of the simple terms of the phyllotaxis series, but that in the higher terms, as scon as several leaves are inserted on the stem side by side, the distinction looses its significance.

4. The inflorescence of Primula. It is a well known phenomenon in several species of the genus *Primula*, that the inflorescence, instead of forming a single umbel, has two, three or more distinct zones each with numerous flowers. These zones are sometimes called superposed umbels, in other cases they are designed in the literature as whorls.

A simple investigation was sufficient to show that in these inflorescences we have without any doubt another case of the same growth whorls as described of *Lilium* and *Ferula*.

A species I examined was *Primula Bulleyana* Forrest[2], from the Groningen Botanical Gardens. Just as in the former cases, the numbers of the flowers in the succeeding whorls did not show any correlation; so in ten inflorescences I counted:

Inflorescence	Numbers of flowers in the						
	1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th whorl
1	1	12	14	12	8	8	5
2	10	9					
3	11	11	8	14			
4	5	12					
5	13	15	15	14	13		
6	7	14	8	12			
7	11	15	14	14	11	10	9
8	8	11	10	14	9	7	
9	8	15	14	10	14		
10	8	11	13	14	8		

[1] Tannenzapfen, l. c. p. 345.

[2] No. 11493 of the Catalogue.

In the different whorls the insertions of the flowerstalks are not at the same level; in fig. 3 a representation is given of the position of the flowers in the first inflorescence from the above table[1].

In every whorl of the living object five left-hand parastichies and eight or three right-hand ones were very conspicuous; in the drawing they are also to be seen. Every whorl could therefore be numbered quite independently; in the figure the lowest and the highest numbers are indicated. In all the whorls the lowest number was just placed at a normal divergence from the highest member of the foregoing whorl. It is therefore clear, that the bracts subtending the flowers have been formed in a normal phyllotaxis, and that the appearence of superposed umbels has arisen from the some partial elongation of the main axis which was the cause of the growth whorls described above.

Other *P.*-species show similar conditions, such as *P. imperialis* Jungh., *P. Kewensis* and *P. obconica*. In *P. sinensis* two inflorescences with 4 and 5 growth whorls showed the following numbers of flowers in the whorls: 5, 6, 7 and 4 in the one and 3, 6, 6, 4 and 6 in the other specimen. The parastichies of the insertions of the flowerstalks were not clear, owing to the small number of stalks in a single whorl; the character of growth whorls was however quite evident from the variability of the number of flowers in the whorls.

5. *Polygonatum verticillatum*. Aug. 1921 I collected on Mount Pilatus in Switzerland a number of shoots of *Polygonatum verticillatum*. In every shoot a scar of a stem-clasping bract was to be seen at the base; higher up there were from one to seven whorls of ordinary leaves. None of the shoots was flowering. The whorls themselves presented in some respects a close analogy to those of the three cases mentioned above; in other respects, however, there were differences.

The table below gives the number of leaves in the successive whorls of the collected shoots. In some of the specimens the successive whorls are quite unlike in number of leaves, e. g. number 17,

---

[1] In each whorl the differences in height of the insertion are exaggerated; and since no attention has been paid to the diminishing diameter of the tapering main axis, the lateral distance of the members of the higher whorls is drawn too large.

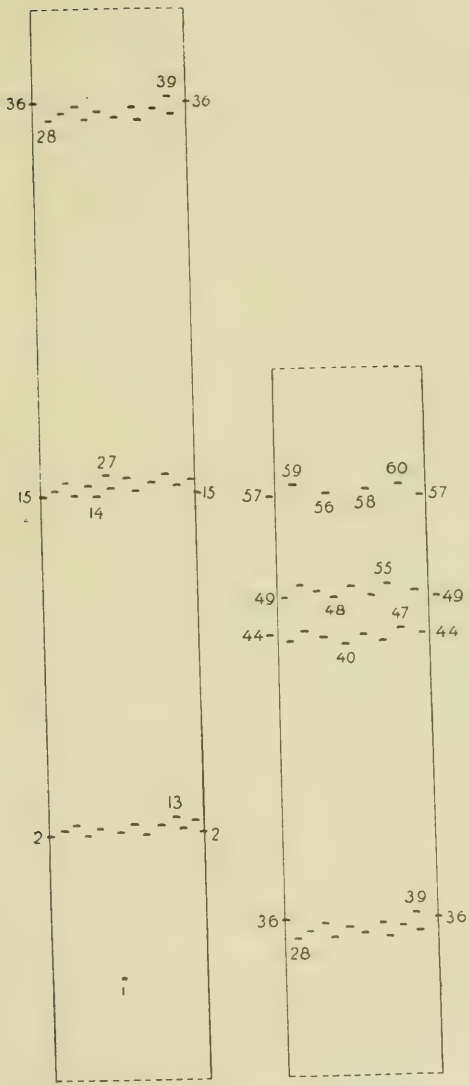


Fig. 3. Primula Bulleyana, surface of flowershaft with scars of bracts $^2/_3$ nat. size.

Polygonatum verticillatum			
Shoot	Number of leaves in the successive whorls	Shoot	Number of leaves in the successive whorls
1	3, 6	12	3, 6
2	4, 4, 4, 4, 4, 8	13	3, 6
3	6	14	3, 6
4	3, 7	15	8
5	3, 1, 9	16	4, 7
6	4, 2, 6	17	3, 1, 2, 3, 7
7	6	18	4, 4, 8
8	3, 5	19	4, 2, 3, 6
9	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4	20	4, 4, 4, 4
10	6	21	3, 3, 7
11	3, 6	22	5, 3, 8

in others as 9 and 20 all whorls have the same number of leaves.

On closer examination this curious contrast was readily explained; the shoots in question had without exception originally a whorled phyllotaxis with trimerous (numbers 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 21) or tetramerous whorls (numbers 2, 9, 18, 20, 22). The growth of the stem had however not taken place in the usual way, so as to separate the successive whorls from each-other, but in many cases one or two leaves of a certain whorl remained attached to the lower or the higher whorl. The mutual positions of the leaves in the so resulting agglomerates were quite unaltered, so the real status was easily recognised. At the top of most shoots two whorls were placed together; only in a minority there was one whorl, while in others the terminal agglomerate contained not strictly two whorls, but one or two leaves more or less.

The numbers 1, 11, 12, 13, 14 had three trimerous whorls, the highest two of which were combined in a terminal agglomerate; the numbers 3, 7 and 10 had only such an terminal agglomerate.

Of the tetramerous shoots number 2, 9, 18 and 20 need no explanation, they were perfectly regular tetramerous, with two combined whorls or a single one at the top.

The other shoots were all more or less different from the normal scheme, they showed the following conditions.

Number 4 had one trimerous whorl, an agglomerate of two regular alternating trimerous whorls and in the centre of this agglomerate one odd leaf.

Number 5 had one regular trimerous whorl, then one single leaf, placed between the orthostichies of two leaves of the lower whorl, and then a terminal agglomerate, consisting of two leaves which formed a complete trimerous whorl with the lower single leaf, two regular alternating trimerous whorls and lastly one single leaf in the middle, in the position of one leaf of an alternating trimerous whorl.

Number 8 had one normal trimerous whorl, and a terminal agglomerate of one regular trimerous whorl and one of two leaves; the last standing in the position of two of the leaves of a trimerous whorl.

Number 15 with only a terminal agglomerate of 8 leaves was by no means tetramerous, but had two regular trimerous whorls and a third whorl of two leaves, standing in the position of two of the leaves of a trimerous whorl.

Number 16 was also trimerous, the lowest whorl consisted of a regular trimerous whorl with the addition of one leaf, placed somewhat higher between two of the three; the terminal agglomerate at first contained two leaves, forming a second trimerous whorl with the odd leaf below, and further on a third trimerous whorl and two leaves of a fourth one.

Number 17 possessed one basal trimerous whorl, a second which was divided into one single leaf and two placed together higher on, then a third regular whorl and a terminal agglomerate of 3+3+1 leaf.

Number 19 had a lowest whorl of 3+1, then two leaves forming a regular alternating whorl with the lower odd leaf; the rest was regular trimerous.

Number 21 was quite regular trimerous, except a seventh odd leaf in the centre of the terminal agglomerate.

Number 22 was just as regular tetramerous, only one leaf of the second whorl was displaced to the first whorl.

From the foregoing our conclusion must be that *P. verticillatum* has originally a whorled phyllotaxis with crowded whorls; that when elongation begins it takes hold in many cases of the internodes between the whorls, and a regular whorled condition is arrived at, in other cases the elongated parts of the stem are other irregular oblique zones, and the result is that the numbers of the whorls seem to te changed.

The term growth whorl may quite well be applied to this case; the peculiar distribution of growth is here quite the same as in *Lilium Martagon*, it is only applied to another preexisting arrangement of leaves.

6. *Elodea*. The common Waterthyme, *Elodea canadensis* is well known for having trimerous whorls of leaves; one would therefore think it out of place to treat this plant here.

There are however in *Elodea* sometimes slight deviations from the normal whorled condition, just in the same way as those described in *Polygonatum*.

Eichler describes in his „Blüthendiagramme"[1] that the flower arises in the axil of a leaf of a tetramerous whorl, which is followed on the main axis by a dimerous one; the mutual position of the leaves is so (cf. fig. 40 B), that the lower tetramerous whorl consists of a trimerous one with one supernumerary leaf, taken from the next higher whorl, of which remain only two leaves.

In not-flowering vegetative axes the same phenomenon will sometimes occur without any flower or axillary shoot; a growth whorl of 3+1 leaf is followed by another of 2 leaves.

More clearly the some phenomenon is showed by *E. densa* Casp. of which I studied some shoots out of our botanical garden[1]. Here the axillary buds never occur in the axil of a leaf of a normal whorl, but where a bud is present the whorl in which it occurs is always united to the whorl below. In trimerous shoots the whorl gets in this way six members, in tetramerous shoots eight. In numerous cases slight irregularities are added; instead of a double whorl of six leaves we find e. g. one of 3+2 leaves, while the next one counts 1+3; or instead of three tetramerous whorls there are developed two of 4+3 and 1+4 leaves. In these cases the original alternation of the whorls is always retained; the first growth whorl consists of one regular tetramerous whorl and three leaves placed clearly over three of the four spaces; the next growth whorl then contains one lower member, falling over the fourth space, and an alternating regular tetramerous whorl.

On a much smaller scale we have therefore just the same phenomenon as in Polygonatum; we may say that Elodea has ordinary whorled leaves, with a slight tendency to the formation of growth whorls.

[1] Eichler, l. c., I p. 92.

[2] No. 11057 of the Catalogue.

7. *Discussion*. The here described cases have all this in common that a stem with originally crowded leaves is divided by an unequal growth into bare and into leafbearing parts.

These leafbearing parts assume in this way a certain resemblance with whorls, and in some cases they have been described in the literature as whorls.

It is clear that these formations, to which we have given the name growth whorls are to be considered as a kind of false whorls, and that nothing is yet said about the nature of true whorls nor of other false whorls, as they occur in flowers. But it seems to me that before the problem of whorl-formation in the vegetable kingdom can be properly taken in hand, it will be useful to seclude from the rest of the whorls the formations which have been described here and which form clearly a kind of secondary transformations, originating only late in the development of the shoot. As to the way in which this distribution of growth is determined I can give no indications as yet; we may perhaps make only the following remarks.

In the Umbelliferous plants the formation of the umbels depends upon a stunted growth of the internodes between the rays; the growth whorls of the leafy stem of *Ferula* may therefore have arisen from a mixture of the factors that cause the ordinary growth of the internodes of the stem and of those that cause the stunted growth in the umbels; it would therefore be a partial spreading of a factor, that ordinarily only acts in the inflorescence, to the stem.

In *Primula* we have in the same way the contrast between the vigourous growth in the majority of the species of the basal part of the flowershaft and the stunted growth in the terminal umbel; in most species these two processes are quite separated and the result is a single umbel. In others they are intermixed as we have seen, so that they form growth whorls; a third category is formed by those species as *P. acaulis*, where there is no flowershaft at all („scapus nullus") but only a sessile umbel between the leaves.

It is clear however, that these considerations give not yet the explanation of the phenomena, and in the other cases not even this partial comment can be given.

About the distribution of growth whorls among plants nothing is to be said with certainty as yet. But it is not improbable that growth whorls will prove also to be present in several other plants.

A similar case is described by Drude for *Styphelia verticillata*[1], the whorls of it „stellen in Wirklichkeit nur dicht gedrängte Spiralen mit zwischenstehenden, lang-blattlosen Stengelgliedern vor", so that the „Blütenähren zahlreich aus mehreren, wie Stockwerke übereinander gebauten Scheinquirlachseln gleichzeitig hervorbrechen."

8. *Summary*. A bud with a crowded number of foliar primordia, may develop into a shoot with more or less defined whorls of leaves by the simple growth of certain zones of the stem, while other zones remain short. This kind of whorl is heteromerous and the leaves in a single whorl are not equidistant, and not placed all at the same level, but their insertions show more or less clearly the parastichies of the original phyllotaxis.

The above described whorls are termed growth whorls and regularly occur in *Lilium Martagon*, *Ferula thyrsiflora*, in several *Primula spp.*, in *Polygonatum verticillatum* and probably in many other plants.

Groningen, Botanical Laboratory
of the State University, Dec. 1921.

[1] Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien IV, 1, 68.

Über den Bau der Leitungsbahnen im Knoten der Monokotylen.

Von

Anna Haga.

(Aus dem Botanischen Laboratorium der Universität Groningen.)

Einleitung.

Bekanntlich haben die Untersuchungen des Gefäßbündelverlaufs der Monokotylen gezeigt, daß die Gefäßbündel aus dem Blattgrunde in den Stengel eintreten, sich umbiegen und sich in ihrem Verlauf abwärts langsam der Peripherie des Zentralzylinders nähern, wo sie sich mit Gefäßbündeln anderer Blätter verschmelzen.

Für das Problem der Leitung von Wasser und Nährstoffen in den Pflanzen sind die Kenntnisse des Gefäßbündelanschlusses von Bedeutung.

Die Vereinigung von Gefäßbündeln ist öfters, für *Zea Mays* besonders ausführlich von Strasburger[1], beschrieben worden; da aber Zeichnungen und Beschreibungen von Präparaten fehlten, habe ich diesen Punkt näher untersucht.

Ich kann sogleich vorwegnehmen, daß der Hauptsache nach, Strasburgers Beschreibung zwar bestätigt, aber in mancher Hinsicht ergänzt wurde.

Untersucht wurden *Pinanga patula*, eine Palme, *Tradescantia repens* und *Zea Mays*. Bei dieser Untersuchung habe ich Gelegenheit gefunden den Anschluß der Gefäßbündel der Achselknospe und

[1] Eduard Strasburger. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena, 1891, S. 353.

Nebenwurzel zu verfolgen. Bei diesen drei Pflanzen wurde im ganzen dasselbe Resultat erzielt, weshalb ich mich auf die Beschreibung der Untersuchung bei *Zea Mays* beschränken werde.

---

§ 1.

Der Bau der Leitungsbahnen im Knoten von *Zea Mays.*

Wie bei den meisten Gramineen findet man im Knoten auch bei *Zea Mays* im Stengel wie an der Basis der Blattscheide eine interkalare Wachstumszone.

Der Grund der Blattscheide zeichnet sich in besonderer Weise aus. Er erscheint schon dem bloßen Auge heller gefärbt und verliert die vorspringenden Rippen, so daß er ganz glatt wird. Die anatomische Untersuchung lehrt, daß innerhalb der glatten Zone die hypodermalen Sklerenchymfasersträng e der Blattunterseite verschwunden sind, womit auch die vorspringenden Rippen verloren gehen. Gleichzeitig haben die Gefäßbündelscheiden an Stärke gewonnen, sind aber kollenchymatisch geworden. Die oberhalb dieser hellen Zone befindlichen schraubenförmig verdickten, netzförmigen und getüpfelten Gefäße erhalten innerhalb der Zone, statt dieser Verdickung, isolierte Ringe. Ähnliche Veränderungen finden sich auch im Stengel, in der Krümmungszone der Internodien, wie von Strasburger in seinen „Leitungsbahnen" beschrieben wurde[1].

Schon Falkenberg hat angegeben, daß bei *Zea Mays* zweierlei Systeme von Gefäßbündeln angetroffen werden. (Fig. 1.)

Die Gefäßbündel *h*, die Hauptbündel, welche das erste System bilden, zeigen den bogenförmigen Verlauf im Stengel, die anderen, die Nebenbündel *n*, die das zweite System bilden, sind später entstanden, gehören aber dennoch demselben Blatte an. Diese Bündel vereinigen sich bald nach ihrem Eintritt in den Stengel mit den

[1] loc. cit. pag. 342.

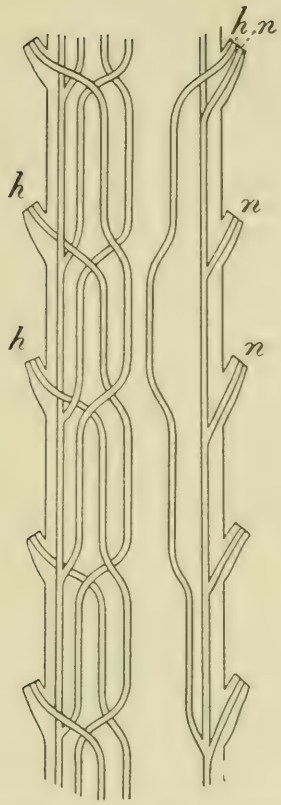


Fig. 1. Schematische Darstellung des Gefäßbündelverlaufs im Stengel von *Zea Mays* nach Falkenberg: Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen. Stuttgart 1876.
h. = Hauptbündel. n. = Nebenbündel.

Gefäßbündeln der Peripherie. In der Mitte eines Knotens sieht man auf Längsschnitten schon mit bloßem Auge zwei zarte dunkle Linien m. l. (Fig. 2.)

Für die Untersuchung wurde ein 8 mm langer in Zelloidin eingebetteter Knoten, ohne Achselknospe, mit dem Schanze'schen Schlittenmikrotom in Querschnitte von 50 μ zerlegt.

Es war nun möglich, in den aufeinander folgenden Querschnitten

dieselben Gefäßbündel zu unterscheiden und dasselbe Bündel in den mittels des Prismas gemachten Zeichnungen, mit derselben Zahl anzugeben. Tafel VI, Bild 1 zeigt den ersten Querschnitt 4 mm oberhalb der genannten Linie m. l.; man sieht die Epidermis ep, welche das Gewebe der Scheide von demjenigen des Stengels trennt. Außerhalb dieser Epidermis, also im Gewebe der Scheide, liegen sechs verschieden starke Gefäßbündel; diese befinden sich in der interkalaren Wachstumszone. Von diesen sechs Gefaßbündeln sind drei hhh die größeren, sie liegen der Epidermis näher und haben an der Außenseite große Kollenchymbelege, während die drei kleinen nnn ganz von Kollenchym eingeschlossen sind.

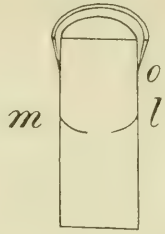


Fig. 2. Schematischer Längsschnitt durch einen Knoten von *Zea Mays*.
m. l. = Mittellinien.
Oberhalb dieser Linien, bei *o* findet die Vereinigung des Gewebes der Scheide mit demjenigen des Knotens statt.

Die Parenchymscheiden dieser Bündel sind auf diesem Bilde nicht deutlich zu sehen, besser aber auf dem zweiten Bilde. Auf dem ersten Bilde sieht man innerhalb der Epidermis im Stengelgewebe eine große Zahl Blattspurstränge, welche sich hier in der Nähe der Wachstumszone noch nicht differenziert haben. Sehr deutlich zeigt dieses Bild, daß die seitlichen Gefäße noch dünnwandig sind. Von diesen Gefäßbündeln bilden die am weitesten nach außen gelegenen eine der Epidermis parallele Reihe reduzierter, aus Phloem und dünnwandigen, getüpfelten Gefäßen bestehender Gefäßbündel, umgeben von dünnwandigem Prosenchym. Die nächste Reihe enthält weniger reduzierte Gefäßbündel, welche aus Phloem, zwei dünnwandigen, seitlichen Gefäßen und medianen Spiralgefäßen bestehen.

Das zweite Bild, Tafel VI zeigt einen 2 mm oberhalb der Mittellinien gelegenen Querschnitt. Die auf dem ersten Bilde sichtbare Epidermis ist verschwunden: die Vereinigung von Blatt- und Stammgewebe hat also stattgefunden. Die zwei Bündel nn entsprechen zwei der in gleicher Weise angedeuteten Bündel des ersten Bildes. Sie vereinigen sich ein wenig weiter nach unten mit den nächstliegenden Bündeln ppp, welche die peripherische Gefäßbündelreihe bilden. Zahlreiche Verschmelzungen zwischen den letztgenannten Bündeln haben ihre Anzahl und Größe geändert. Sie sind von Sklerenchym umgeben, ganz wie die nach außen gelegenen Bündel *h* und *n*, wo sich jetzt statt Kollenchym Sklerenchym findet. Auf die Gefäßbündel nn folgen nach der Mitte des Stammes zu, die Bündel hh, als Fortsetzung der Bündel hh des ersten Bildes; ihre Richtung ist eine schräge geworden.

Die zwischen Gefäßbündel und Sklerenchym gelegenen und durch zwei Pfeile angedeuteten Parenchymscheiden zeigen sich als helle Linien.

Sehr auffallend ist im Vergleich mit dem ersten Bilde hier das geänderte Aussehen der mehr nach der Mitte zu gelegenen Gefäßbündel. Schon die Form des Bündels hat sich in vielen Fällen durch tangentiale Verbreiterung geändert: die Anzahl der Phloemgefäße hat sich vermehrt, und anstatt der zwei seitlichen Xylemgefäße zeigen sich mehrere mediane Gefäße. Ein solches in mancher Hinsicht stark von den normalen Fibrovasalsträngen von *Zea Mays* abweichendes Gefäßbündel zeigt in stärkerer Vergrößerung das Bild III, Tafel VII. Hier ist die tangentiale Verbreiterung des Bündels deutlich zu sehen. Es gibt aber auch Bündel mit radialer Verbreiterung, wobei das Phloem vom Xylem allseitig umgeben wird und wo ein amphivasales Bündel entsteht. Diese eigentümlichen Änderungen in Gestalt und Zusammensetzung hangen mit der Bildung von Querverbindungen mit den schräg nach innen verlaufenden Bündeln zusammen.

Auf dem Bilde IV, Tafel VII sind diese Querverbindungen an ihrem horizontalen Verlauf leicht zu erkennen. Rechts oben in der Ecke zeigt sich bei p noch ein Teil der peripherischen Gefäßbündel-

reihe. Außerdem ist ein Gefäßbündel des zweiten Kreises angedeutet worden als 1, eines des dritten Kreises als 2 und eines des vierten Kreises als 3. In der Mitte bei hhh finden wir die Fortsetzung der in gleicher Weise angedeuteten Bündel des Bildes II, welche also in den Zentralzylinder tief vorgedrungen sind. An beiden Seiten des nach der Mitte des Stengels gerichteten Teiles jedes Gefäßbündels hhh konstatiert man zwei kleine Bündel. Diese Bündel stellen sich heraus als der Länge nach verlaufende Verbindungen, weshalb sie in der schematischen Figur 3, worauf schon jetzt hingewiesen wird, als *l* angedeutet werden.

Die Querverbindungen zwischen den Gefäßbündeln 1, 2, 3 und *l* zeigen sich auf dem Bilde als nahezu horizontale Bündel.

Sie entstehen, wie das Studium der sukzessiven Querschnitte lehrt, in folgender Weise. Ein Teil jedes Bündels 1, 2 und 3 zweigt sich ab und biegt sich rechtwinklig um, geht horizontal nach innen; sie bilden zusammen *l*, nachdem sie sich nochmals umgebogen haben, wie dies schematisch Figur 3 zeigt, und vereinigen sich etwas tiefer im Knoten mit dem abwärts sich biegenden Bündel h; cf. Bild IV, Tafel VII, rechts oben.

Mehrere Einzelheiten dieser Verschmelzung gibt Bild V in 200-facher Vergrößerung. Bei ps ist die Parenchymscheide mit den tangentialen Wänden senkrecht zur Richtung des Gefäßbündels; die Ring- oder Spiralgefäße sind schief durchschnitten worden.

An der Phloemseite des Bündels zeigen sich schon die ersten Elemente der Sklerenchymscheide, sehr deutlich ist links in der Ecke das Xylem der oben beschriebenen Querverbindungen mit ihrer Wandverdickung. Das Phloem und Xylem des kleinen Gefäßbündels *l* verbindet sich mit dem Phloem resp. Xylem des schräg eintretenden Bündels *h*, wodurch die Verschmelzung zustande gekommen ist. Nach der Vereinigung verringert sich die Zahl der Gefäße und die seitlichen Gefäße treten wiederum zutage, die Parenchymscheide verschwindet und das von nun an normal gebildete Bündel wird von Sklerenchym umgeben. In der oben genannten schematischen Figur 3 ist u. a. angedeutet worden, wie ein aus der Blattbasis kommendes Gefäßbündel *h* den Stamm durchquert, und

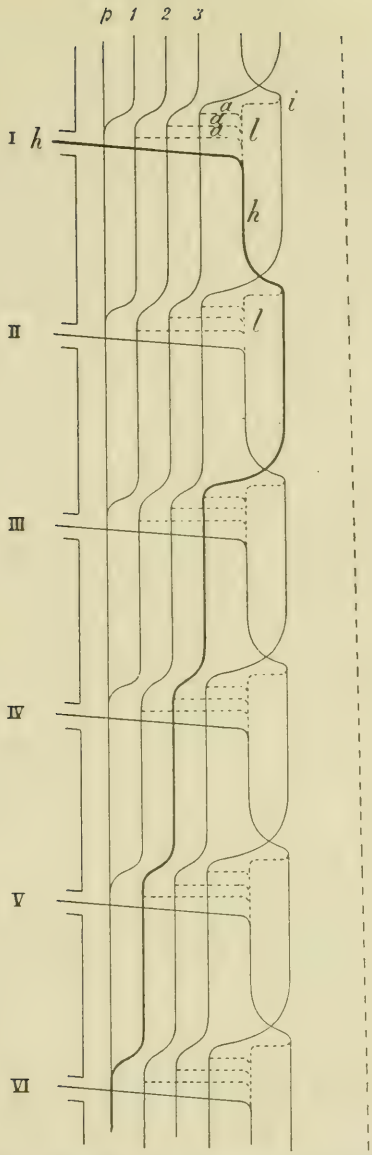


Fig. 3. Schematische Darstellung des Gefäßbündelverlaufes im Stengel von *Zea Mays*.

h. Hauptbündel, a. äußere Querverbindung, i. innere Querverbindung, l. Längsverbindung, p. peripherische Bündel.

weiter, wie auch noch andere Bündel i (innere Querverbindung) an der Bildung von *l* beteiligt sind. Dergleichen Bündel i waren auf den hier publizierten photographischen Bildern nicht zu sehen. Aus den Beobachtungen ging aber hervor, daß, wie die Figur 1 angibt, die schräg eintretenden Bündel nicht sogleich die Stammesmitte erreichen, sondern erst im nächst unteren Internodium. In jedem Knoten findet man also innerhalb des durch die neu eingetretenen Bündel gebildeten Kreises eine Gruppe Gefäßbündel, die aus höheren Blättern herrühren[1]. Auch diese Bündel bilden eine hauptsächlich horizontale, oft unregelmäßig laufende, die Mitte des Stammes durchquerende Verbindung, bei *l* in Fig. 3. In dieser Figur ist auch angedeutet, wie von der Mitte des Stengels nach außen gehend, erst die inneren Querverbindungen der zentralen Gefäßbündel i, und weiter nach unten die äußeren Querverbindungen a der Bündel 3, 2, 1 gebildet sind. Der mit stärkerer Linie angedeutete Verlauf eines Bündels h und sein Zusammenhang mit anderen Gefäßbündeln, läßt sich in diesem Schema leicht verfolgen. Im Knoten I steht das Bündel h in Verbindung mit den benachbarten Bündeln mittels der Verbindungen a, *l* und i. Im nächst unteren Knoten bildet es den inneren Bogen und steht mittels der inneren Querverbindung i nicht nur im Zusammenhang mit den neueintretenden Bündeln des Knotens II, sondern zum zweiten Male mit den benachbarten Bündeln. Im weiteren Verlaufe abwärts biegt sich das Bündel h in den Knoten III, IV und V immer mehr nach außen und kommt, in jedem Knoten eine äußere Querverbindung a bildend, der Reihe nach in die Lage der Bündel 3, 2 und 1 von Fig. 3 und vom Bilde IV, um sich im Knoten VI mit den Gefäßbündeln p des peripherischen Kreises zu verschmelzen. Daraus ergibt sich also, daß die Gefäßbündel in radialer Richtung miteinander kommunizieren. Bekanntlich erfahren die Gefäßbündel im letzten Teile des Verlaufs eine Reduktion, wovon später die Rede sein wird. Die oben erwähnte Methode, jedes Bündel in den übereinander liegenden Querschnitten zu verfolgen, gestattete uns, die-

[1] Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen. Stuttgart, 1876, pag. 125.

jenigen Bündel, welche sich an anderen Bündeln ansetzen und dadurch ihre Selbständigkeit einbüßen, leicht zu finden. Es zeigte sich, daß ein solches Bündel vor der Verschmelzung eine gewisse Strecke entlang einem benachbarten Bündel parallel läuft, und daß dann die Gefäße des Bündelendes in das des fortlaufenden Bündels übergehen.

In der Mitte des Bildes VI, Tafel VIII sieht man links von dem Pfeile das im Verschwinden begriffene Bündel, rechts davon das fortlaufende Bündel. Das Phloem des ersten hat sich schon an das des zweiten gelegt, die Xylemteile werden sich ein wenig weiter nach unten vereinigen. Es ergab sich, daß diese Vereinigung nicht durch plötzlichen Ansatz, sondern allmählich geschieht. Das durch diese Vereinigung entstandene Gefäßbündel ist ein wenig unterhalb der beiden Mittellinien (m. l. der Figur 2) wieder zu einem normalen geworden. Dergleiche Verschmelzungen von zwei Gefäßbündeln finden meistenteils in den beiden äußersten Gefäßbündelzonen, nur ausnahmsweise mehr nach der Mitte zu statt.

Die Art und Weise der Verschmelzung ist von Strasburger[1] ganz genau beschrieben worden, aber es fehlt eine Abbildung. Auch erwähnt Strasburger die oben beschriebenen Querverbindungen nicht, welche doch in Bezug auf die starke Reduktion der Gefäßbündel im Stengel von Bedeutung sind.

Die Ansicht Strasburger's ist folgende: „So zeigt uns denn *Zea Mays* auf das augenscheinlichste, wie enge Bahnen für die Wasserbedürfnisse einer mit großen Blättern versehenen und kräftig transpirirenden Pflanze genügen. Die Erweiterungen, welche die Wasserbahnen in ihrem oberen Theile erfahren, können aber nur den Zwecken der Wasseraufspeicherung dienen". usw. In dieser Hinsicht möchte ich aber bemerken, daß die oben beschriebenen Querverbindungen, meiner Meinung nach, in hohem Grade die Leitung von Wasser und Nährstoffen im Knoten fördern.

Ist die Möglichkeit, die großen Gefäße als Reservoire zu betrachten, auch nicht ausgeschlossen, so kann dieses doch aber aus anatomischen Gründen nicht behauptet werden.

[1] loc. cit. pag. 353.

§ 2.

Der Ansatz der Achselknospenbündel an diejenigen des Stengels.

Der Ansatz der Achselknospenbündel an diejenigen des Stengels ist von Strasburger beschrieben worden[1]. Die Art und Weise aber, wie dies nach Strasburger geschieht, habe ich nicht bestätigt gefunden. Auch hier habe ich die gleiche Methode wie oben befolgt und dadurch konstatiert, daß die Achselknospenbündel sich mit den peripherischen Bündeln des Stengels vereinigen, während Strasburger meinte, daß sie sich an den inneren Gefäßbündeln ansetzen. Es ergab sich aus den aufeinander folgenden Querschnitten durch die Basis einer Achselknospe, daß in dem Maße, als der Durchmesser der Achselknospe abnimmt, die Zahl der Verschmelzungen zwischen den Gefäßbündeln untereinander zunimmt, während immer mehr Gefäßbündel in die Tragachse eintreten.

Die Gefäßbündel, welche zuerst in den Stengel eintreten, in Fig. 4 bezeichnet als x, vereinigen sich mit den benachbarten peri-

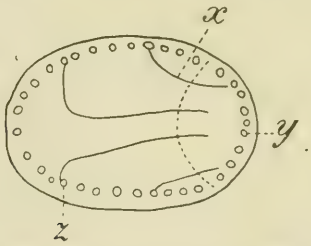


Fig. 4. Schematische Darstellung eines Querschnittes durch den Stengel von *Zea Mays*. Rechts von der punktierten Linie die Achselknospe.

pherischen Bündeln des Stengels; die später eintretenden Bündel z laufen horizontal, divergieren und verschmelzen mit den weiter entfernten peripherischen Gefäßbündeln. Nur diejenigen, welche am weitesten nach der Außenseite der Knospe gelegen sind, bei y, gehen allmählich in die Stengelgefäßbündel über. Oberhalb der

[1] loc. cit. pag. 354.

Blattinsertion sind fast alle Gefäßbündel der Knospe in die Tragachse übergegangen. Die Gefäßbündel der Achselknospe stehen also in keinerlei Beziehung zu den oben beschriebenen Querverbindungen.

---

§ 3.

Der Ansatz der Gefäßbündel der Wurzel an diejenigen des Stengels.

Auch dieser Vorgang ist von Strasburger[1] beschrieben worden und mit dieser Beschreibung bin ich vollkommen einverstanden, nur möchte ich hinzufügen, daß die Bündel der Wurzel sich mit den Gefäßbündeln der vier peripherischen Gefäßbündelkreise des Stengels vereinigen.

Es ergab sich, daß die Gefäßbündel der Wurzel ganz unabhängig von den oben beschriebenen Querverbindungen sind.

---

§ 4.

Historisches.

So weit mir bekannt ist, sind obengenannte Querverbindungen hier zum ersten Male ausführlich beschrieben und abgebildet worden. Doch haben sie schon öfters gelegentlich die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, ohne daß ihr Verlauf richtig erkannt worden ist.

Unger[2] betrachtet sie als Anastomosen zwischen den vom Blatte aus eintretenden und den im Stengel befindlichen Bündeln, aber daß sie, wie Unger behauptet, mit der Achselknospe und Nebenwurzel im Zusammenhang stehen sollen, habe ich nicht bestätigt gefunden.

[1] loc. cit. pag. 355.

[2] Unger, Über den Bau und das Wachstum des Dicotyledonenstammes. St. Petersburg, 1840, pag. 53.

Auch de Bary[1] meint, die Querverbindungen gehören der Achselknospe und Nebenwurzel an, was sich nach meinen Untersuchungen als unrichtig herausgestellt hat.

Schleiden[2] und Falkenberg[3] behaupten, daß sie ausschließlich in Verbindung mit der Achselknospe stehen, was sich ebenfalls als nicht richtig erwiesen hat. Nur Mangin[4] hat die Natur der Querverbindungen richtig erkannt, er betrachtet sie als unabhängig von der Knospe und Nebenwurzel, doch hat er ihren ganz regelmäßigen Verlauf nicht beschrieben.

---

§ 5.

Zusammenfassung.

1. Bei der Verbindung von Gefäßbündeln mit denjenigen anderer Blätter findet eine Vereinigung zwischen den beiden Phloem- und Xylemsträngen statt.

2. Bei *Zea Mays* wurden, wie auch bei den anderen untersuchten Pflanzen, regelmäßige Querverbindungen festgestellt zwischen den vom Blatte aus eintretenden und den im Stengel befindlichen Bündeln.

3. Die Folgerung Strasburger's, daß die großen Gefäße von *Zea Mays* als Reservoire zu betrachten seien, ist anatomisch nicht begründet, da die Querverbindungen sehr gut zur Leitung von Wasser und Nährstoffen im Knoten geeignet erscheinen.

4. Die Achselknospenbündel vereinigen sich bei *Zea Mays* mit den peripherischen Gefäßbündeln des Stengels.

5. Wie schon Mangin vermutete, sind oben beschriebene Querverbindungen unabhängig von den Gefäßbündeln der Achselknospe und der Nebenwurzel.

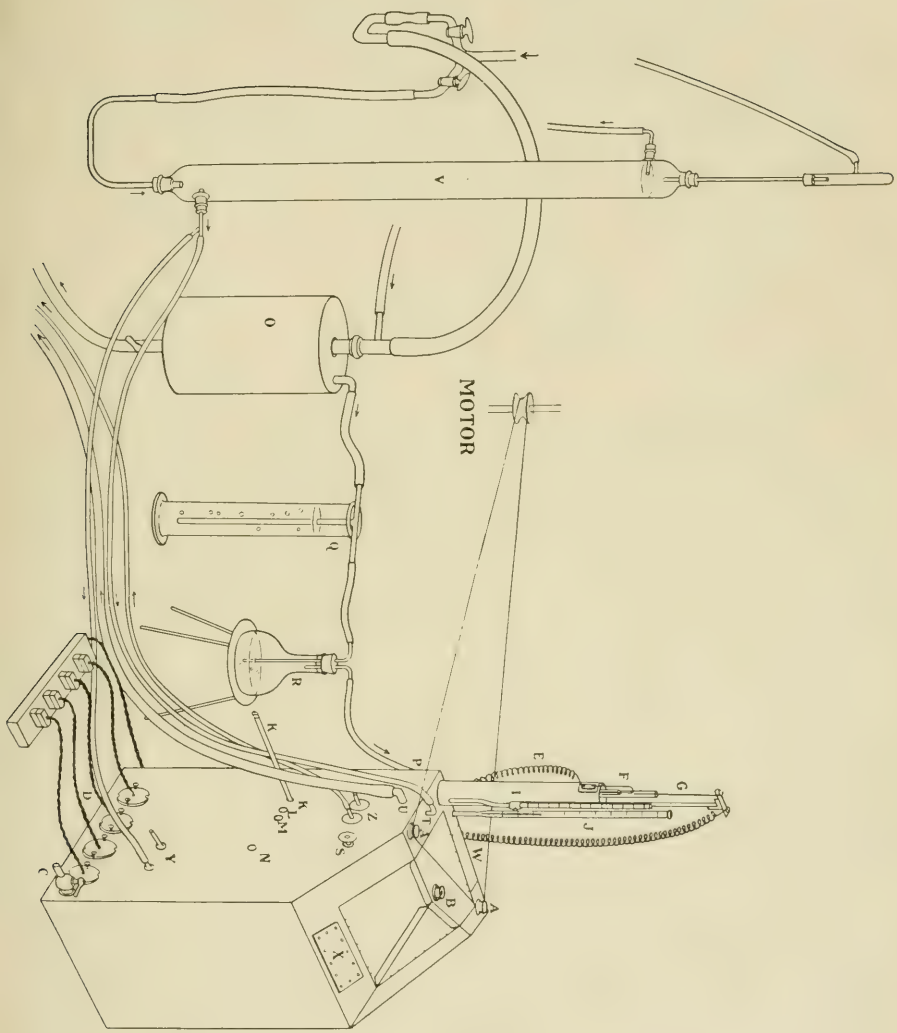
---

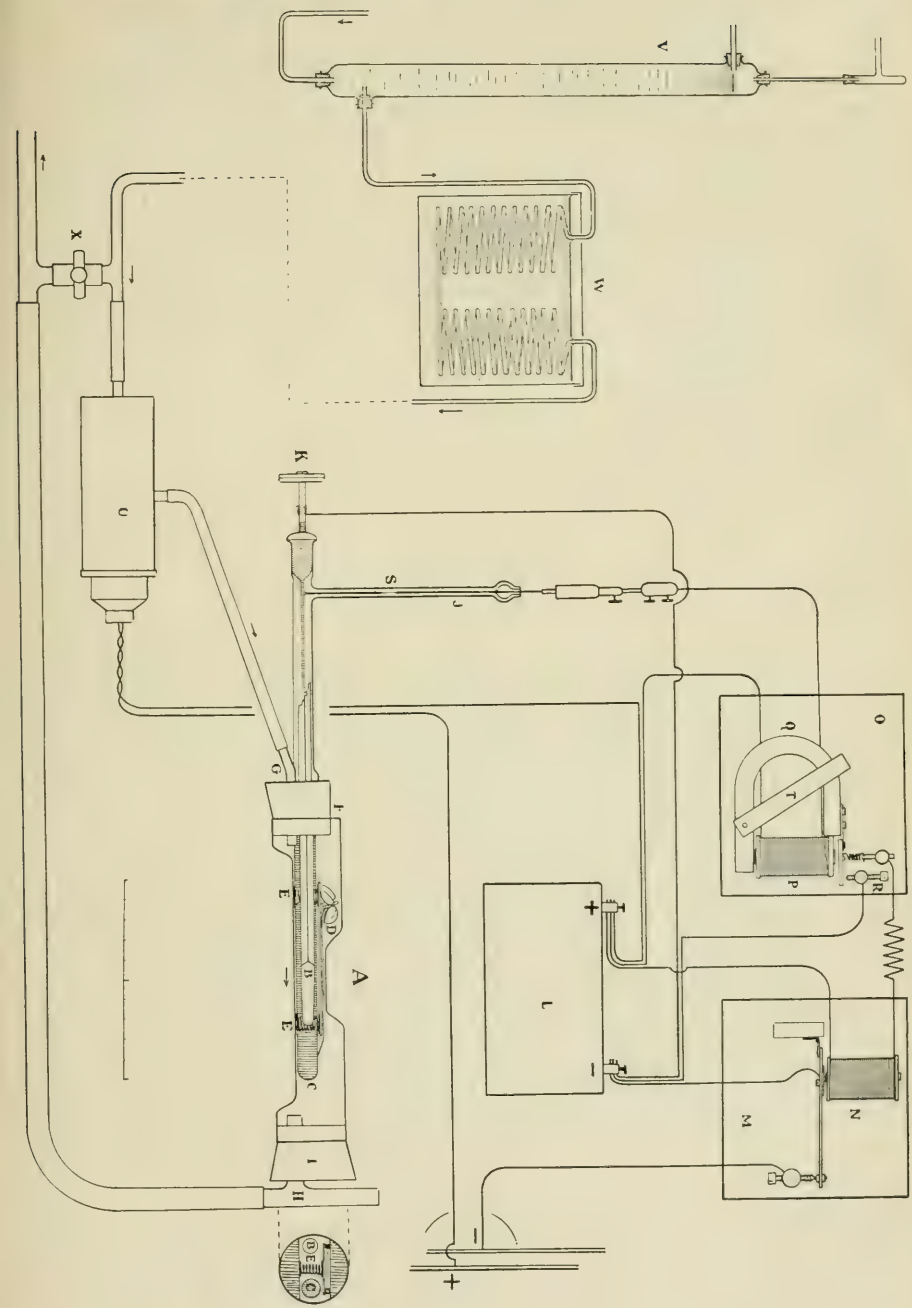
[1] De Bary, Vergleichende Anatomie. Leipzig, 1877, pag. 636.

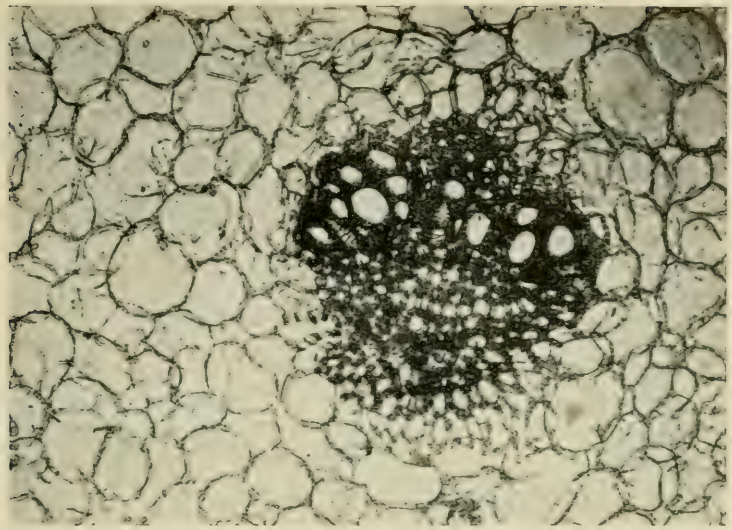
[2] Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig, 1861, pag. 367 und 168.

[3] Falkenberg, loc. cit. pag. 125.

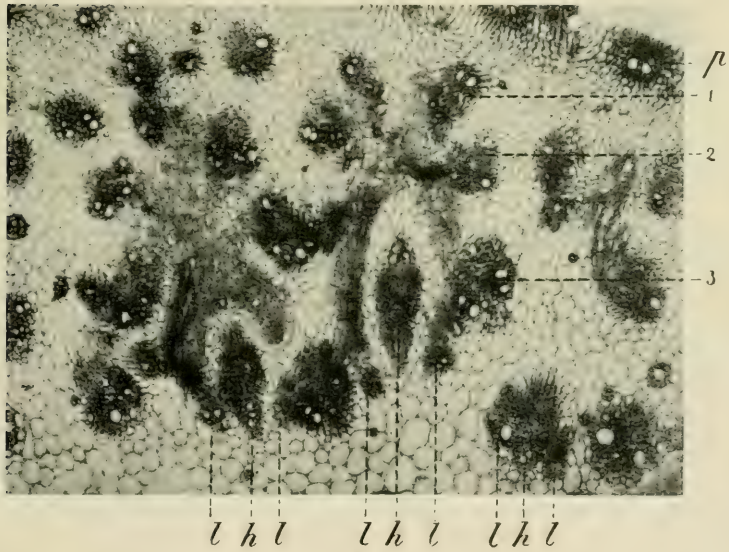
[4] Mangin, Origine et insertion des racines adventives: Annales des Sciences naturelles sixième série 1882, pag. 321


MOTOR
V
O
Q
R
K
P
E
F
G
I
J
W
A
B
U
Z
S
M
N
Y
C
D

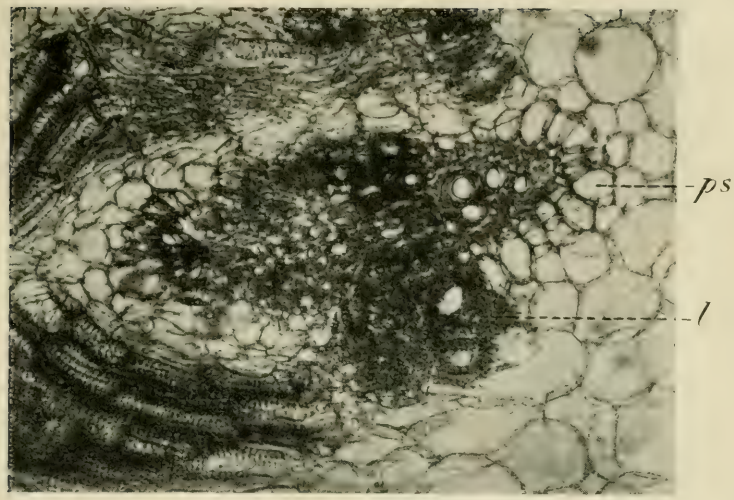

V
W
X
U
K
S
J
H
H
G
F
E
D
H
E
C
A
I
H
O
Q
T
P
R
L
M
N



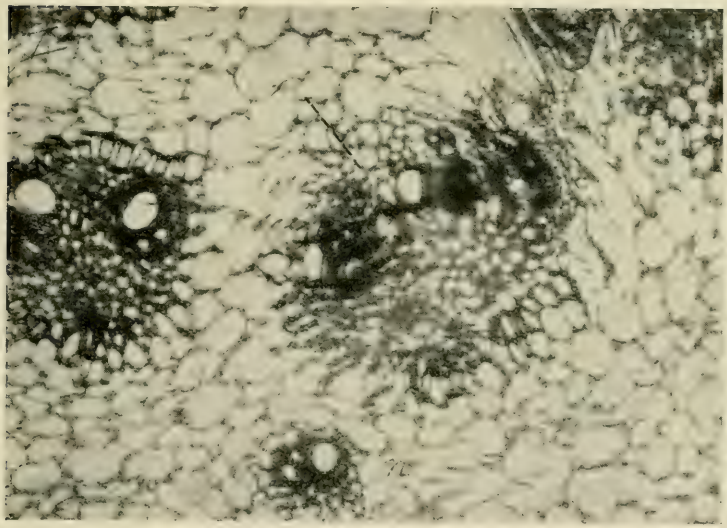
III.



IV.



V.



VI.

SOMMAIRE.

C. P. Cohen Stuart. Ein Mikrothermostat zum Studium der Protoplasmaströmung. Mit Tab. IV und V . . . 139

J. C. Schoute. On Whorled Phyllotaxis. I Growth Whorls. With 3 Textfig. 184

Anna Haga. Über den Bau der Leitungsbahnen im Knoten der Monokotylen. Mit Tab. VI bis VIII und 4 Textfiguren 207

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XIX. Livraison 3.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek ⋆ Utrecht ⋆ 1922

A. OOSTHOEK / Editeur / UTRECHT

HUGO DE VRIES
OPERA E PERIODICIS GOLIATA

Sous ce titre un
RECUEIL DES MONOGRAPHIES SCIENTIFIQUES
du grand botaniste vient de paraître.

De Vries a fait tant de recherches sur toutes sortes de terrains que beaucoup de biologistes trouveront sans aucun doute dans cet ouvrage un grand nombre d'études qui les intéresseront.

Il va sans dire toutefois que deux catégories de recherches, où *de Vries* a fait œuvre de pionnier, occupent le premier plan: celles sur le turgor et la plasmolyse, qui ont puissamment contribué au développement de la chimie physique, pour autant que celle-ci, s'occupe de la théorie des solutions, et celles qui se rapportent au problème de l'hérédité.

De Vries a été incontestablement un des premiers qui aient tâché de continuer l'œuvre de Darwin, non pas en dressant des généalogies hypothétiques ou en se jetant dans des spéculations philosophiques mais en faisant des recherches exactement expérimentales au moyen desquelles il comptait pouvoir approfondir les lois de l'hérédité et de la variabilité.

C'est en cela que consiste en tout premier lieu le haut evaleur de tout ce que *de Vries* a produit dans les derniers temps.

Les biologistes et les médecins accueilleront sans doute avec joie la publication d'un recueil de ces études, pour la plupart écrites en langue française, anglaise et allemande et qui, parues en majeure partie dans un grand nombre de revues scientifiques, sont des à présent presque introuvables et souvent inaccesibles.

L'ouvrage est complet en 6 volumes, chacun de + 580 pages, orné de 19 gravures en couleurs et d'un grand nombre de gravures en noir.

Le prix est pour l'ouvrage complet, relié en toile 50 florins.

Les volumes ne se vendent pas séparément.

L'éditeur

UTRECHT. A. OOSTHOEK.

CONTENTS.

I. Critical summary of the literature 219
II. Method of investigation and sources of errors 222
A. Method of investigation 222
B. Sources of errors 226
III. Results and conclusions, regarding the series, cultivated on glucose, starch and maltose 233
A. Results 233
B. Conclusions 248
IV. Series cultivated on saccharose, glycerine and lactose 257
V. Summary 261
VI. Literature 263
VII. Tables 266

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Researches on the formation of diastase by *Aspergillus niger* van Tieghem

by

G. L. Funke.

I. CRITICAL SUMMARY OF LITERATURE.

Many investigators have already considered the question, whether bacteria and fungi are able to modify the secretion of their enzymes qualitatively and (or) quantitatively under the influence of nutrition. Most of them have however arranged their experiments in a very primitive way, in that they were not careful to exclude all possible disturbing influences, and almost all of them tackled the subject from a different angle. It does not therefore, surprise us in the least that very contradictory results have been obtained.

Even the first investigators of this question are unable to agree, whether the organisms only form their enzymes in the case of necessity i. e. whether the secretion is influenced qualitatively by nutrition. Wortmann e. g. stated in 1882 that bacteria only secrete amylase when cultivated on starch. As he however worked with a mixture of putrefying bacteria, even he himself could not name the material, used for his experiments.

Büsgen however mentions in 1885 that *Aspergillus Oryzae* produces amylase even when glucose is the only available source of carbon.

Fermi 1890—1891 cultivated bacteria on proteids and on sugars, and found that in the case of proteids only proteolytic enzymes are formed. In 1895 however he found with Montesano that *Aspergillus niger* secretes invertase, when glycerine is given as the only source

FEB 16 1923

of organic foodmaterial. Pfeffer on the other hand, in the same year, expressed as his opinion that as a rule, organisms accomodate their enzymes to the foodmaterial, which is present. If *Aspergillus niger* is cultivated on a mixture of starch and glucose, it will secrete amylase only then, when the glucose has been consumed and the only foodmaterial, available for the fungus, is starch.

In the laboratory of Pfeffer, and also in the experiments of Katz, who made a more detailed investigation in 1898, the fungi (*Aspergillus niger* and *Penicillium glaucum*) were cultivated on several kinds of sugar, always with the addition of starch, usually 0.25%. He observed, that the presence of the sugars diminishes the production of amylase, and that this decrease is direct proportional to their concentration. In the case of *Penicillium* even a low sugar-concentration is enough to stop the secretion of amylase entirely. He finds that diastase is produced, even when glucose is the only organic food present. This was the first time that a quantitative modification of enzyme production had been observed.

It is rather a pity that Katz was satisfied with investigating from day to day whether there was any starch left in the culture liquid; if the iodine reaction was negative, the experiment was not continued. A single observation of the culture on glucose was enough for him to draw his conclusions.

Duclaux as early as 1899 remarked that *Aspergillus niger* and *Penicillium glaucum* produce many enzymes, but that nutrition could be said to influence their secretion only within very wide limits. Went in 1901 came to similar conclusions. He found ten enzymes in the case of *Monilia sitophila*. These he divided into three groups according to the influence that nutrition had on their secretion: one group was always present, no matter what culture media were used; another group which was not formed in all media, but in several of them, and a third group of specific enzymes, which were only formed when the materials acted upon by these, were supplied in the culture medium of the fungus.

Butkewitsch too observed, that foodmaterials had some influence on the quantity of the enzymes produced. As, however,

he only used two different kinds of nutrient bases, we must be cautious in accepting the conclusions he drew from his results.

Pottevin in 1902 investigated the secretion of lactase by *Aspergillus niger*, and he found that lactase was only secreted when the specific reaction of that enzyme could take place.

Dox thinks, after his investigations on *Penicillium camemberti* in 1910, that all the enzymes, which an organism is capable of producing, are secreted at all times; that therefore nutrition only has a quantitative influence on the secretion of enzymes and that the more of a given enzyme is needed, the more is secreted. Colin 1911 and Grezes 1912 are of the same opinion.

In 1911 Kylin investigated this matter more fully, but he did not succeed in throwing any further light on the subject. He cultivated fungi on several substances, always with the addition of starch, and from day to day tested whether any starch was left in the culture solution. The more sugar there was in the solution, the longer the starch took to disappear. As soon as this happened, he considered the experiment as ended. He found that diastase production took place even in culture solutions without starch, and always found this the case in the many different foodmaterials he used. In all these cases diastase was formed; when however starch was added to these culture solutions, more diastase was produced, and still more when starch was the only available foodmaterial. Kylin considers this to be a very good instance of the quantitative influence of nutrition on enzyme secretion.

All these researches have a common source of error: no attention was paid to the age of the fungi in question. Yet we can scarcely imagine that a fungus will secrete the same quantity of enzyme throughout its whole lifetime; on the contrary, it is possible that a certain quantity is formed and later on disappears for some, as yet, unknown reason. In any case, we are not entitled to compare the results of two experiments in which organisms of different ages have been used. These theoretical considerations caused Went in 1914 to investigate the secretion of diastase by *Aspergillus niger* during its whole lifetime. As a culture solution he used a 5% solu-

tion of glucose, containing the usual inorganic salts. Every day, later on every second or third day he tested whether there was any diastase present in the mycelium and in the culture liquid, and if diastase was found, he determined the concentration of the enzyme. In this way he was able to determine the influence of the age of the organism on the secretion of the enzyme, and to find at what point this secretion is at a maximum.

If the same is done with culture solutions of different composition to Went's, we may be able to collect material from which some valuable conclusions may be drawn. This was the object of the following research.

I have only quoted the literature in broad outlines; under the various subdivisions of this subject I shall always refer to the articles concerned with that part of it.

II. METHOD OF INVESTIGATION AND SOURCES OF ERROR.

A. Method of investigation.

The method of doing this type of research has been fully described by Went. As my method differed only very sligthly from his, a brief description should suffice.

The following salts and concentrations were used in all the culture solutions

NH_4NO_3	0.5 %
K_2HPO_4	0.1 %
$MgSO_4$	0.05 %

These remained unaltered; as organic foodmaterials carbohydrates chiefly were added to this solution. Their concentration and composition will be given as each experiment is discussed. 75 c.c. of this solution were poured into a flask, and after being sterilised, they were all inoculated with the fungus at the same time. 40 à 50 flasks formed one series. The solutions were inoculated in the following way: a quantity of conidia was brought into a test tube

containing sterilised water, and consequently they spread over the surface. With a looped platinum wire a drop of liquid was taken from the surface and dropped into one of the flasks. One must admit, that in this way we introduce a more or less equal number of conidia into each vessel. There was always an equal development in all the flasks; if there was a difference, it was only visible during the first few days and was very slight.

The cultures were kept in a room in which the temperature was kept constant by automatically regulated electric heaters at 22° (later 20°). Oscillations of more than 0.2 were very rare. By keeping flat open zinc basins filled with water in the room the humidity of the air was also kept constant. As the room had no windows, the cultures were in the dark, except during the times, when the observations were made. I never found any influence of the electric light on the cultures. There were no gaspipes in the room.

Germination as a rule had proceeded far enough after two or three days, to enable me to begin the experiments. During the first week two cultures were taken every day and during the second week every other day. After that, cultures were only taken every third or fourth day. The cultures were treated as follows: the culture solutions were filtered off. In one case the mycelium was filtered through a dried and weighed filterpaper and was dried in a dessiccator afterwards until the weight was constant. In this way we are able to find accurately how much fungus had been developed.

The other mycelium was thoroughly washed to remove all the adhering culture solution and diastase. It was then rubbed down with infusorial earth and extracted with culture solution which had been boiled, so as to destroy all the possible enzymes in it. Sometimes 75 c.c. water were used for the extraction. After standing an hour, the mixture was filtered and the filtrate was tested for diastase. The culture solution of the first jar was also tested in the same way. Often a third culture was used and the mean of the results taken.

To test the concentration of the diastase, the following procedure

was adopted: I made a solution of potato starch which had been prepared by Lintner's method; 1 Gr. of this starch was dissolved in 1250 c.c. water (therefore a solution of 0.08%). The water was constantly stirred to prevent boiling. A quantity of this solution, as as rule 25 c.c., was mixed with an equal volume of the liquid, which had to be examined; the time at which this took place was noted. From time to time a small portion of this mixture was taken away, after thoroughly shaking the liquid. This portion was tested for the presence of starch and erythrodextrine by the addition of a little dilute solution of J in JK[1]. When the liquid remained yellow without the slightest touch of red, I took it for granted that all the starch was hydrolysed. Of course it is rather difficult to find the exact time, taken for complete hydrolysis, but it can best be determined by taking the mean of the time taken by the last test showing a faint redish-yellow tint and the first test that remains yellow. I was always very careful to have these last two observations as close to each other as possible. In most cases the time, taken for hydrolysis could be expressed in minutes, some of the shortest only took seconds to be complete.

Went divided the mixture of mycelium extract or culture solution and starch equally amongst a large number of test tubes. It has however been observed that the distribution of the enzyme in the liquid is not always quite homogeneous. In this way it has happened that hydrolysis proceeded faster in one test tube than in another. For this reason it is my imperative to shake the liquid thoroughly before taking a portion of it for testing. Besides pipetting an equal amount of the solution into a large number of tubes only lengthens the experiment unnessecarily.

Making use of the time taken for hydrolysis, I estimated the concentration of diastase in the same way as Went. I took the amount of diastase to be = 100 if the time, taken for hydrolysis under the above conditions was 150 min. If for instance in a given

---

[1] Although there were sometimes small differences in the concentration of the iodine. I never remarked, any influence of it.

case the time taken is 54 min., then the quantity of enzyme will be $\frac{150}{54} \times 100 = 277.8$.

Besides the dry weight of the mycelium and the amount of diastase, I also tested the degree of acidity of the culture solution and of the mycelium extract regularly, and I sometimes also tested how much sugar was left in the culture solution.

What remained of the different solutions was carefully stored. These were used on the following days to see how long the liquid retained its fermentative action. I shall return to these in detail later on.

For the sake of completeness I may mention, that the influence of alien organisms is excluded by adding a few drops of toluol to the liquids.

The main objection to this method is in my opinion, that by testing with iodine, the time of hydrolysis can not be determined with a sufficient degree of accuracy. Of course testing it by means of rotation or by power of reduction would be much more accurate, but very difficult because of the low concentration of starch used for the experiment. Besides, for my subject, very great accuracy has no practical value, because I only use the results to compare them with others in a long table, the sumtotal of the columns of which give me an indication of the course, followed by the enzyme secretion. As we shall see later, I have been rather successful in obtaining a clear idea of this, even though my conclusions are based on the observations of more than one culture. For unluckily we are forced to deal with a large number of cultures in which individual differences are unavoidable. I have reason therefor to believe that this lack of accuracy can not be regarded as such a serious drawback, that it would prevent us from knowing exactly, how the secretion of the enzyme goes on during the lifetime of the fungus.

A very great advantage of this method is, that it takes so little time. It was only because of this, that I have been able to investigate about a thousand different cultures. I need not point out that

many drawbacks are vitiated by the fact I was able to collect such a vast mass of material. It is better to find the same broad outlines in a large number of cases, than to base your conclusion on a single observation, although that may be very accurate.

B. Sources of errors.

There are many sources of error in a research of this type. We can never avoid them entirely and I believe that in this work we shall never be able to obtain any absolute results, but the values we find will only be approximately and relatively exact. It must be understood that I interpret the word source of error in a very wide sense. I also include under this term the inherent variability of the organism itself. This variability is so great and influenced so much by facts, which are very easily neglected, that I feel sure that, so far as I know, there are not two investigations on *Aspergillus niger*, which can be compared with each other.

Not only does the chemical composition of glass exert a great influence on the habitus, formation of conidia and physiological qualities of the fungus, but there may be very important differences with the same type of glass, when new, and after it has been used for some time, as Hanna Lappalainen has conclusively shown. I worked with globe shaped flasks with straight necks and after using them to cultivate fungi a few times, I replaced them by new ones of the same kind. This glass splits off alkalies when water is boiled in it and also when used to sterilise the culture solution. If 75 c.c. water were boiled in a flask for a quarter of an hour, phenolphtaleïne gave a distinct red colour. One drop of 0.1 N acid was sufficient to neutralise it again. To find, whether new vessels differed amongst themselves and from those that had been used for some time, I boiled some water in them and then titrated with weak acid of 0.005 N. I obtained the following results: 50 c.c. of water, boiled in a new flask, were neutralised by 10.9, 34.1 and 12.7 c.c. of acid respectively; the same quantity in the case of used vessels was neutralised by 33.3 and 23.1 c.c. of acid. There were therefor very great differences, but we are not entitled to

assume that old flasks always split off more alkali than new ones.

The flasks were sterilised by heating them on three consecutive days to 100° for half an hour. The solutions of reducing sugars (glucose, maltose and lactose), which at first were colourless, became light brown. I see the cause of this in the presence of the alkali: probably it caused an enolisation, also giving rise to ketones, according to the following equation

$$\underset{\text{aldose}}{R.CHOH.CHO} \rightleftarrows \underset{\text{enol}}{R.COH'.CHOH} \rightleftarrows \underset{\text{ketone}}{R.CO.CH_2OH} \qquad \text{(Boëseken)}$$

We must therefore remember, that in the series of cultures on reducing sugars, some of the sugar is always changed into other substances. *Aspergillus niger* forms enough acid on the first days to neutralise all the alkali; I therefore paid no more attention to it. Of course it would have been better to use Jena glass, but as there were always 200—300 flasks in use, the available supply in the laboratory would not have been sufficient.

Hanna Lappalainen informs us too that there are cultures of *Aspergillus niger* from all parts of Europe in the laboratory of professor Elfving in Helsingfors. Amongst these, their seem to be eight variaties, which differ physiologically from each other. Brenner claims to have discovered three new ones. He compares them to the mutations, which have been described by Schiemann, but in my opinion, he is not entitled to do so. Schiemann obtained them by adding poisonous salts to the nutrient bases, while Brenner obtained his by cultivating his fungi at different temperatures for a very long time. The fungi are naturally influenced to a very large extent, but if we allow them to grow in their original environment long enough, they again assume their original qualities. In this way he himself succeeded in getting back an old race out of a mutation.

The investigations of Lappalainen and Brenner were made with a totally different object in view than mine. They observed and described different physiological reactions and I am unable to say which of the different races of the fungus, described by them, I

used. I can only say that I got my stock from a pure culture, which I obtained from the Phytopathological Laboratory "Willie Commelin Scholten" in Baarn (Holland); from this stock my first cultures were made.

One of the main reasons, why Brenner succeeded in getting so many races, is the high temperature, at which he grew his fungi, i. e. 35°. At this high temperature many complications appear, which I never noticed when working at 22° and 20°, e. g. the formation of starch in the hyphae. Boas also has warned us, that *Aspergillus niger* shows many pecularities when cultivated at high temperatures.

In this connection I may mention, that there is another consideration of very great importance, namely with which conidia a given series is inoculated. I sometimes took two series of experiments and inoculated one of them with conidia from a culture, in which the same nutritive liquid was used, whilst the second series was inoculated with conidia from a different culture solution. In all such cases great differences were observed between the two series: dry weight, diastase production, habitus, formation of conidia, all these points differed in fungi, derived from conidia of different origin. As yet I have not found any fixed rules for these changes, but I hope to return to this question farther on. I am however able to point out some very remarkable instances now. The tables 1 A and 1 B give the results of an investigation of diastase formation by two series, both of which were cultivated on a 5% glucose solution. The conidia of the first series were taken from a culture on 5% glucose, I therefore call this series G G. The other series was inoculated with conidia from a culture on 0.5% starch, hence A G. Fig. 10 gives the reader an idea of the production of diastase in two series, the first of which was grown on 0.5% starch with conidia from a culture solution of the same composition (A A), the second also on 0.5% starch, but the conidia came from a culture solution containing 5% glucose (G A).

In all these cases the conidia were derived from well developed cultures, which were never more than three or four weeks old. We

can not therefore imagine that the phenomenon observed, is due to a lessened power to germinate.

Up to now it was not thought that the influence of a former culture medium could be so great and as a result, this fact was never considered in experiments. Yet we certainly must do so and we should not describe any differences as a new race before a thorough investigation. Only Grezes has, as far as I know, observed a similar phenomenon in *Aspergillus niger*. He found a quantitative difference in the secretion of invertase where the conidia had been derived from cultures on saccharose or succinic acid. But in his case there had been at least sixty generations in tbe same culture solution before and in my experiments I have seen, that it is not necessary at all that the same culture medium should be used for a long time before any marked difference can be observed. I found that growing a fungus for two generations on the same culture solution was quite sufficient. It is certainly worth while to compare these facts with the observations of miss Westerdijk and van Luyk, who obtained similar results, when working with the spores of *Gloeosporium*.

It is very difficult to decide on a definite line of conduct amongst all these uncertainties; I decided to inoculate all my series with conidia which had been grown on culture solutions of the same composition. Whenever I have deviated from this course, special mention will be made of it. I think that any possible investigators of this question in the future should adopt the same procedure, because only if they do this, they will have the right to compare their results with mine.

The very striking difference between my first results and those of Went, made me consider whether possibly the size of the exposed surface of the culture solution could influence the physiological behaviour of the fungus. Went worked with a surface of 24, later 48 squ.c.M., I with 47 squ.c.M. It did nct seem very probable that this could cause variations. Yet I performed an experiment; although I did not find the cause for the differences mentioned above, it was not wholly without results. 75 c.c. of

culture solution containing 1% glucose were put into Erlenmeyer flasks of two different sizes, six of each. The surface in the small flasks was 26 squ.c.M. in the big flasks 82 squ.c.M. They were inoculated on the same day; observations were made on the 8th 14th and 21st days. The results can be seen from the following table:

days	diastase in the myc.	P_H of the myc. extract	diastase in the cult. solution	P_H of the cult. sol.	dry weight in m.Gr.
		26 squ.c.M.			
8	93.5	3.6	158	3.57	168
14	277.8	3.2	1200	3.1	282
21	187.5	3.5	2000	3.35	251
		82 squ.c.M.			
8	300	3.2	320	3.1	342
14	214	3.2	1500	3.1	296
21	100	3.4	1788	3.3	237

From this table we see, that during the first week the secretion of enzyme, the dry weight of the mycelium, as well the degree of acidity are less in the cultures with the smaller exposed surface. After the first week or so however, these things are equalised.

The investigations made during the last twelve years on the influence of the hydrogen ion concentration on the action of enzymes, forced me to find, how the diastase of *Aspergillus niger* reacts to the acidity of the culture medium. I was sure from the beginning that it could not be without any influence at all, because *Aspergillus niger* produces very much acid and the amylase it secretes must therefore work at a high hydrogen ion concentration.

This investigation was made in the way, first described by Sörensen. It is based on the use of standard solutions, the hydrogen ion concentration of which is known. These standard solutions and the liquids, the P_H of which we wish to determine are coloured by indicators, so that we can determine the turning point exactly by comparing the colours. The standard solutions I used,

were prepared according to the receipts of Clark and Lubs. The pure chemicals I needed, were kindly supplied to me by Dr. I. M. Kolthoff, while prof. Dr. W. E. Ringer personally tested the strength of the solutions by electrolysis. I wish to thank these two gentlemen whose valuable help enabled me to carry out this part of my investigation without encountering too many difficulties.

The experiment itself was very simple. A certain quantity of enzyme solution (10, 15 or 20 c.c.) was mixed with an equal volume of a 0.16 or 0.32% starch solution. To obtain various degrees of acidity, I always added the standard solutions themselves in volumes, equal to those of the enzyme and starch solutions. As they are buffer solutions at the same time, $H^{\cdot}$ was constant throughout the experiment. The P_H of the mixture was determined and also the time, taken for the hydrolysis at the various degrees of acidity. For further particulars I refer the reader to the articles of Sörensen and Michaëlis.

The results are plotted in the usual way in fig. 1. This same

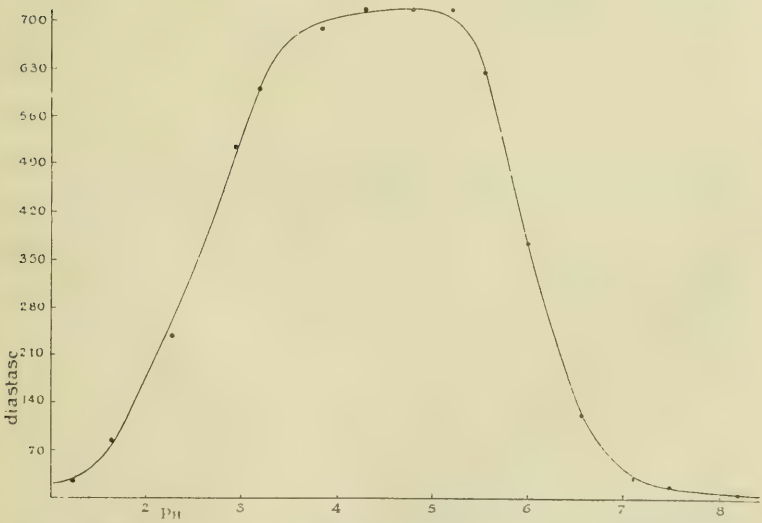


Fig. 1. Influence of the hydrogen ion concentration on the action of the diastase of *Aspergillus niger*.

curve was found in all my experiments, both for the culture solution as for the mycelium, no matter what the concentration of the diastase was. The amylase of *Aspergillus niger* seems to be influenced very slightly by the degree of acidity i. e. the optimal acidity for the enzyme has very wide limits. It is fortunate, that the fungus itself keeps the acid concentration of the culture solution optimal, so that we do not need to acidity the liquids artificially[1]. Sometimes even the acidity may be too high, but then during the experiment the liquid is mixed with neutral starch solution and by this means the P_H is again brought down to the optimum.

In the above experiment great accuracy was imperative. From fig. 1 it can be seen that this is possible by using iodine as an indicator. I may also mention that there is a close agreement between my results and those of Adler on the influence of the culture medium on the diastase of malt.

It is clear therefore that in this experiment I need only consider the acidity in the following case. From the curve we see, that $P_H = 6$ is already less than optimal, at $P_H = 7$ the action is almost zero. The mycelium itself contains hardly any acid. When extracted with water, the solution has a P_H of $\pm = 6$ and this

---

[1] It is not selfevident at all that the fungus should produce the optimum hydrogen ion concentration itself. This can be seen from an investigation I made on the diastase concentration of cultures of *Monilia sitophila*. These cultures were three weeks old and were grown on 5% lactose. The culture solution had a $P_H \pm = 8$, and the hydrolysis of starch proceeded very slowly. When however the degree of acidity was artificially increased, hydrolysis was much faster. The following results were obtained

$P_H = 3.95$	hydrolysis in 52 minutes
5.40	31
5.90	32
$\pm$ 6.50	36
$\pm$ 7.50 (natural state)	500

This result is only a preliminary investigation, but it shows that in all these experiments we should be careful to know the optimum P_H at which the enzyme must be observed.

sinks to $P_H + = 6.5$ when starch solution is added. In this case therefore, the diastase does not work under optimal conditions and the values we obtain for its concentration are too low. Unfortunately I had already noted a number of observations from experiments, performed in this way before I was aware of the mistakes I made. I did so in order to avoid all possible influences of admixtures in the culture solution. If however the results are influenced at all by this, it must be very slightly. The curve in fig. 1 is very gradual. This would not have been the case, if the result had been profoundly influenced by those admixtures; otherwise we might have expected at the very least, that there should be obvious irregularities in the curve.

From the above it is obvious that we meet with many difficulties in a research of this type. How far I have been able to overcome these may be evident in the following chapters.

III. RESULTS AND CONCLUSIONS, DRAWN FROM THE SERIES CULTIVATED ON GLUCOSE, STARCH AND MALTOSE.

A. Results.

I have put the results I obtained for the above series into tabular form. Before proceeding to discuss each one of these series separately, I wish to make a few general remarks which apply to nearly all of them. As an exemple I may take table 3, which shows the results of the series that was cultivated on a solution containing 2.5% glucose. From the headlines of the columns we can see to what the figures refer.

Between the 13th and 16th day all the food has been consumed, as can be seen from the rotation caused in the polarimeter by the culture solution (2^{d} col.). The maximum dry weight is reached some time before that (9th col.). So even before assimilation has ceased, dissimilatory processes have already gained the upperhand. This is found to be the case in most series; only sometimes

the two processes coincide. After the maximum dry weight has been reached, the weight of the fungus begins to diminish, first comparatively rapidly, later on very slowly. Sometimes it may even remain constant for several days.

The degree of acidity of the culture solution (8th col.) also rises gradually until about the 13th day, then it sinks for some time and after that it remains constant. The same naturally is true of the mycelium extract (6th col.), if it has been extracted with the boiled culture solution. Very often the hydrogen ion concentration rises above the optimum, but I have already mentioned why this is no drawback to the experiment (see page 232). We see however that this is certainly the case for the extract which is got by extracting the rubbed down mycelium with water. In this case the P_H is always too low (4th col.).

That this is really the case, can be seen by comparing the values, got of diastase concentration that were obtained at this low degree of acidity (3^d col.) and the values from the extract with the culture fluid, where the P_H is optimal (see also tables 7—9; 2nd and 3^d col.; the P_H has not been reported there, but it does not differ from the analogous ones in table 3).

It is worth while to compare the production of diastase in the mycelium with that in the culture solution. In both cases we find a strong production up to about the 7th day. After that the diastase concentration of the culture solution falls only to rise again to a much higher level. The production of diastase in the mycelium shows no regular rise or fall, but only great oscillations. Something like it can be seen in the tables no. 2, 4, 8 and 9, for resp. 4% glucose, 1% glucose, 0.25% starch + 2.5% glucose and 0.4 % starch + 1% glucose.

In all these cases, the diastase concentration in the mycelium, compared to that of the culture solution, is so small, that it is almost negligible. My own impression is, that the fungus secretes its diastase into the surrounding medium and that the diastase, found in the mycelium, must be regarded as having remained there more or less accidentally.

Indeed we can see that this quantity is always very variable and dependent on accidental circumstances from the following table. This represents the quantity of diastase, formed in a short series, which was cultivated on a solution, containing 0.5% starch. In this experiment I did not boil the culture solution before using it to extract the mycelium with it. In this way I have arranged side by side the enzyme values for mycelium + culture solution and for culture solution only. If the enzyme in the mycelium really were an independent and important value, we should expect to see the values in the first column of the table to be appreciably higher than those in the second. We see however that in the beginning the latter values are only slightly smaller, later on they are even higher. On the 4th and 5th days only there seem to be appreciable quantities in the mycelium, but after that practically all the enzyme is secreted into the culture solution.

days	diastase in myc. + cult. sol.	diastase in the cult. sol. only	dry weight in m.Gr.
3	0.75	0	17
4	84.5	3.45	35
5	93.8	6.8	50
6	90.5	75.—	56
7	90.3	160.8	74
8	214.9	225.—	96
9	177.25	312.—	130
10	266.8	410.7	118

(these results are the averages of the observations, made on at least two cultures.)

Fig. 2 (next page) represents these values graphically. We are struck by the fact, how much more regular the diastase production is in the culture solution only (·····), than the production in the mycelium and the liquid together (———).

If at the same time we turn up tables 7—9, col. 2 and 3, we are struck by the fact that not the least regularity can be detected in the development of enzyme in the mycelium, whether we extract it with water or with the boiled culture solution. We naturally

expect that the extract with water should always show much lower values than the extract with the culture solutions. This is by no means always the case; the former is often even higher than the latter. Again the diastase values in the culture solutions agree very well. There may be important variations on the same day, but the general course of events in both is the same. These facts support my view that the quantity of diastase in the mycelium is only accidental.

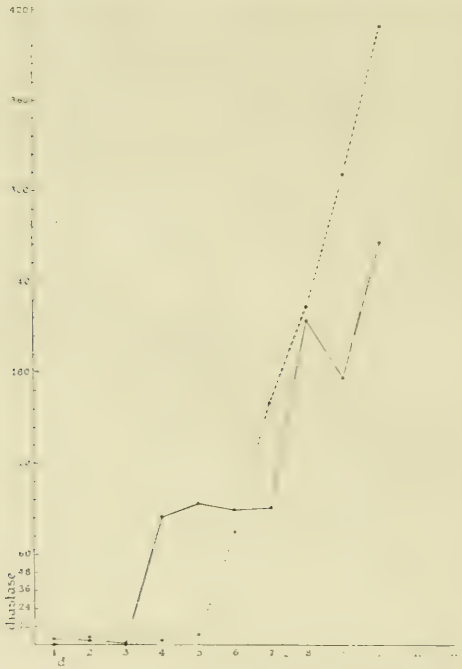


Fig. 2. Diastase in mycelium + culture solution (———); diastase in the culture solution only (·····), (d = days)[1]

The enzyme is secreted in the first stages of active development, so that I can not favour the view that the diastase in the liquid is only derived from cells, which have died and allowed the enzyme to pass out. I feel sure that the diastase has passed to the outside through the living protoplasma.

In discussing the series, not much needs to be said about the degree of acidity. I should only like to briefly consider what acid it is, that causes the high hydrogen ion concentration, especially as my results do not tally with those of earlier investigators. Benecke states that *Aspergillus niger* produces oxalic acid, when nitrogen is supplied in the form of an organic compound. If ammonia salts are given however, only the NH_4 ion is assimilated, while NO_3 ion forms nitric acid, which prevents the formation of organic acids. Wehmer confirms this statement and adds, that the acid does not check the growth of the fungus, but checks the development of conidia. After some time the acid should disappear, because the basic substances, formed by the breaking down of proteids, combine with it. We shall see that these two last assertions are only partly true.

Boas and Leberle traced the acidity from day to day and they found the most development of acid when NH_4NO_3 was given. They also found, that the acid did not decrease as was the case, when organic nitrogen compounds were given. They accounted for the decrease by assuming, that the fungus itself assimilated the oxalic acid, which was first produced.

The results of Elfving agree very well with the others. He also finds citric acid besides oxalic acid. As however the nutritive value of the former is very high, it is consumed much more rapidly than the latter.

It is a pity, that none of these investigators extended their investigations over more than ten or twelve days. They have a very exaggerated idea of the influence of the acid on the fungus and they think that the acid disappears sooner or later in all cases. They are strengthened in their erroneous belief by the fact that the degree of acidity gradually sinks during the last few days of their observations. If only they had proceeded with the experiments for a few more days, they would have seen their mistake. This is seen very clearly in all my tables, where the P_H has been determined. Besides I have been unable to find even a trace of organic acid, when NH_4NO_3 was used as the nitrogenous foodmaterial.

There certainly seems to be a relation between the amount of fungus-matter and the amount of acid formed. When the fungus was poorly nourished, i. e. on 0.5%—2.5%, the P_H was not so high (2.9), as when a solution, containing 4%—5% was used (1.8).

After this I need not crave your attention again for the dry weight of the mycelium. Its behaviour is clearly seen in table 3, and is very much the same in all cases. The exact time at which the maximum dry weight was reached, was more or less the same always. The numerical value of the maximum weight however, differs very much and was directly proportional to the amount of foodmaterial supplied, so far as glucose and starch are concerned. With the strongest solutions, 5%, about 23% was changed into fungous material; in the weakest solutions, 0.5%, 31% was used in the same way. Between these two extremes, there is a regular gradation of the percentages of the foodmaterial, assimilated by the fungus. This can clearly be seen from fig. 3.

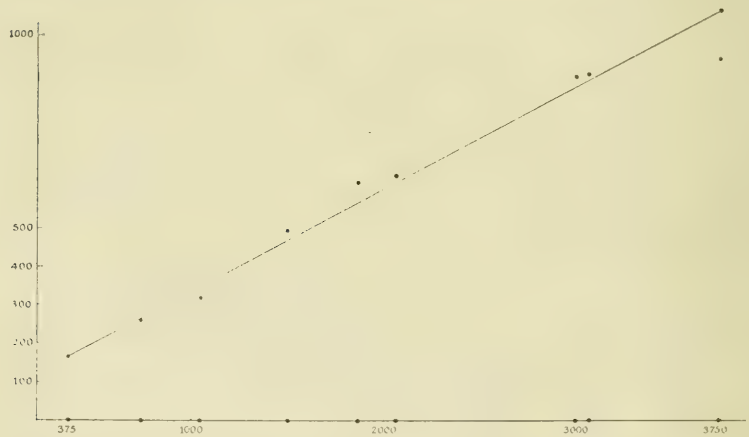


Fig. 3. Maximum dryweight of the mycelium at different concentrations of foodmaterial; this too has been expressed in m.Gr.

To save the reader much unnecessary looking up of tables, I will add in brackets on what days the maximum weight was reached and its numerical value in milligrams i. g. glucose 4% (13—16;

912). It is always imperative to know on what days the maximum weight was reached as it is the key to maximum development. Pfeffer obviously did not think of this (l. c. page 257, note). He only determined the weights of the fungi between the 20th and the 26th days. In this way his figures can not be compared with each other, and his results must necessarily be of little value.

In the following pages our chief interest will be the amount of enzyme that is formed. To give a more vivid impression of my results, I plotted most of them on squared paper and so obtained a number of instructive curves. In most cases I estimated the values, found for the culture solution alone, to give a clear enough impression of the production of diastase by the fungus; so I neglected the amount of enzyme in the mycelium. In some cases I added both amounts to plot them into a curve. I found that the main points in these curves were influenced only very slightly by this procedure.

The values I found do not seem to lend themselves readily to graphical representations. Although the daily oscillations are not big enough to disturb the general outline and scheme of the curves, yet they are so great, that they disturb very much their regularity. Many of these irregularities may be the results of errors of observation, others are due to individual differences of the cultures. Especially cases, where only short times are needed for complete hydrolysis are very troublesome to observe accurately. If for example we find the times for complete hydrolysis expressed in minutes to be: 6—6.5, 5—8—7.5, 5—6—8.5 etc. then the enzyme values, corresponding to these figures are: 2500—2222—1875—2143—2000—1765. These numbers would on a graph cause great irregularities. Yet it is clear that we are dealing here with values, which are more or less of the same order. I feel justified therefore to use a reducing factor which enables me to accentuate the essential differences of these values and at the same time cuts out accidental and unimportant variations. As a very convenient factor I chose to take the logarithms of all these numbers; instead of the large ones given above, we then get the following series: 3.38—3.35

—3.27—3.33—3.30—3.38—3.25, which gives a more satisfactory representation of the course of events. So in studifying the graphs, it must be born in mind that the quantities of diastase have not been represented by the actual numbers, but by their logarithms. If we were to look for actual enzyme values on the curves, confusions would be sure to arise.

A still simpler way of graphic representation of the results would be to plot the times, taken for hydrolysis from above downwards on the ordinate (see fig. 8). There is however one great drawback to this method: if e. g. the time taken for hydrolysis in a series of days were the following: 2000—600—110—35—12—4—3—3.5 min. etc. (similar values are often obtained in the beginning of the experiments), we should have to cook either the highest or the smallest numbers to allow them to come out in the graph at all, and it is doubtful whether we could do this successfully. When however it was possible to use this method, I did so and it will be seen that in the main points the curve is the same as when I plotted the logarithms.

Glucose 5% (11—19; 944.5) fig. 4, table 1 A.

GG: i. e. inoculated with conidia from a culture on glucose 5%

Glucose 5% (9—16; 1217) table 1 B.

AG: i. e. inoculated with conidia from a culture on starch 0.5%.

It is very certainly important to compare the tables, obtained by grouping the results of the above two series. The aftereffect of the former culture medium on the conidia, which were used for the

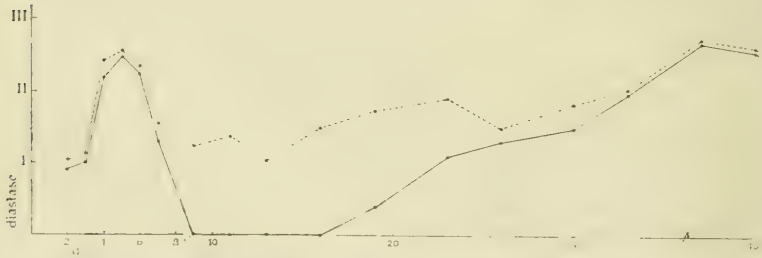


Fig. 4. Glucose 5%. Diastase in the mycelium + culture solution (--------); diastase in the culture solution alone (———); (d = days).

inoculation, is very evident. The dry weight in the series AG is strikingly higher than in the other. Hardly any conidia were formed in this series and if so, it was only along the sides of the vessel; in the centre the mycelium remained white. In the GG series however, the mycelium was black throughout.

Very little diastase is produced in AG, so that I did not think it worth while to represent it graphically. In the case of GG however, this production is of importance. We see a fairly considerable rise in both curves, viz. for diastase in mycelium + culture solution (———) and also in the culture solution only (·····). Before the maximum dry weight is reached, both curves descend. On about the 9th day, the minimum of enzyme is found; in the culture solution it may even go down to zero. Later however there is another rise, which is even greater than that in the beginning.

Glucose 4% (13—16; 912), fig. 5, table 2.

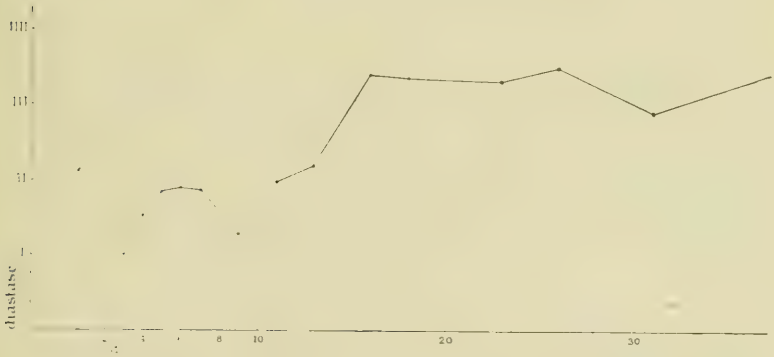


Fig. 5. Glucose 4%. Diastase in the culture solution, (d = days).

In this case also abundant conidia were formed, so that soon the mycelium was black throughout. This is true of all cultures on glucose and starch. The mycelium always formed a flat, continuous pellicle. Undulations in it were only found in the very thickest of them.

The production of diastase is very similar to that of glucose 5%. The first maximum is not so high and the subsequent fall is not so

great. The lowest point is reached on the 9th day. The second rise begins earlier and rises to a higher level than with glucose 5%.

Glucose 2.5%. (11—13; 615.5) fig. 6, table 3.

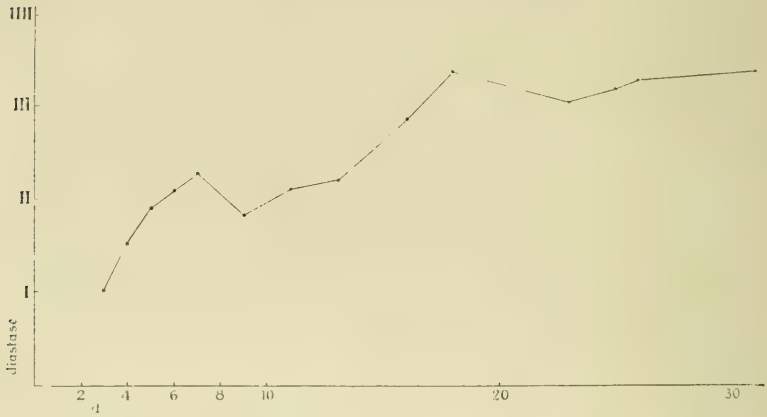


Fig. 6. Glucose 2.5%. Diastase in the culture solution. (d = days).

Here again the results are very similar to the above series, but the differences seen between the 5% and the 4% solutions are still more marked here. The minimum, as shown by the lowest point in the curve, is reached on the 9th day.

Glucose 1%. (9—16; 261) fig. 7, table 4.

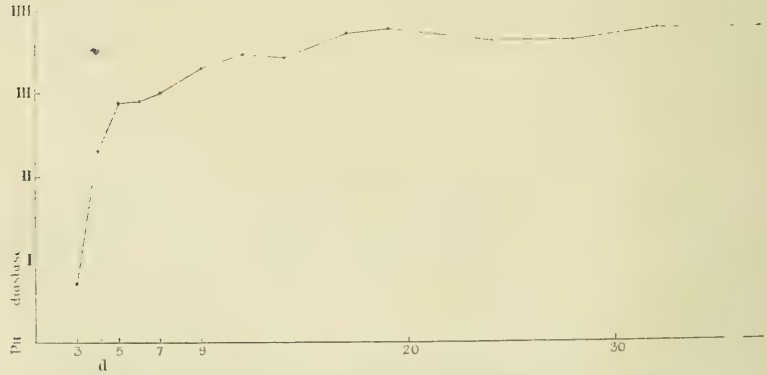


Fig. 7. Glucose 1%. Diastase in the culture solution. (d = days).

In this case there is only just an indication of a fall in the curve, but there is a much stronger secretion of enzyme than has been observed in any of the other cases.

Fig. 8 shows the course, taken by the secretion of diastase in the last three series plotted according to the second method, as

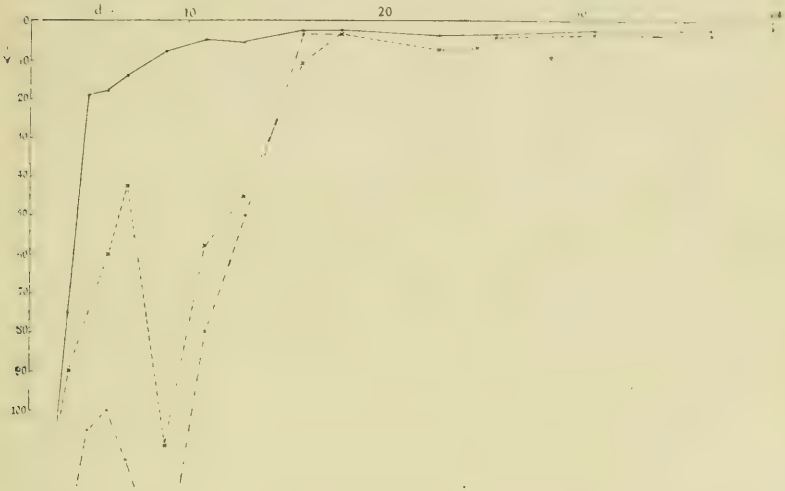


Fig. 8. Glucose 1% ———; glucose 2.5% ·····; glucose 4% —·—·— (omzettingstijden = times taken for hydrolysis; d = days); (for the last days the lines have only been drawn partly, in order to avoid indistinctnesses in the figure).

described on page 240. It is unnecessary to comment on the curve as the course of events is evident enough from it.

Turning to the tables on the series containing starch, the reader will find the day on which the iodine reaction is negative for the first time, marked by a cross. If we turn to the cultures on mixtures of glucose and starch, we find that my results do not agree with those of Kylin. It is also very obvious, that the experiment begins to be really important after all the starch has disappeared from the solution.

As long as there was starch present in the solution, the enzyme concentration was determined as follows. Two equal volumes of

the culture solution were mixed, one with an equal volume of water and the other with an equal volume of 0.08% starch solution. In this way the $H^{\cdot}$ in both cases was equal. The mixture to which starch had been added, took a longer time to give a negative iodine test. This difference of time was taken to be a measure of the amount of diastase present in the original solution. It is an open question, whether this method is quite accurate. As however it is only used during the first few days of development, during which there are no important events in the secretion of diastase, I thought that there is very little to be said against using this method.

Starch 2%. (11—22; 493) fig. 9, table 5.

During the sterilisation of the culture solutions, a small precipitate of starch came down. This was weighed in a few cases; the average weight of the sediments was found to be about 8% of the total amount of starch used. This therefore can not influence the experiment materially.

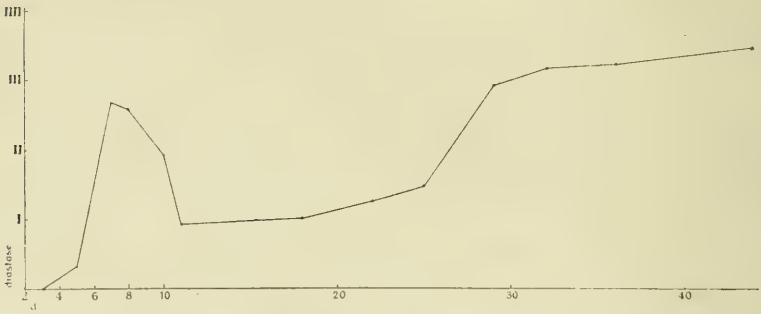


Fig. 9. Starch 2%. Diastase in the culture solution, (d = days).

The curve of the formation of diastase in this case is very similar to the curves, given for the series on 4 and 2.5% glucose. Development however was slow, so that the maximum dry weight was reached later. The curve reaches its minimum only on the 11th day.

Starch 0.5% (7—11; 155) fig. 10 (———), table 6 A.

A A i. e. inoculated with conidia from a culture on starch 0.5%.

Starch 0.5% (9—13; 177.5) fig. 10 (-------), table 6B.

G A i. e. inoculated with conidia from a culture on glucose 5%.

These two parallel series too show remarkable differences due to the conidia, with which they were inoculated, originating from different culture solutions. As also was the case with the homologous series on 5% glucose, we find a greater development of the dry weight of the mycelium in the series, where the conidia were derived from a different culture solution. At the same time less diastase was produced and in this series too a longer time elapsed before there was a homogenous and strong development of conidia. The differences are therefore analogous to those, found for the cultures on glucose, but they differ in degree.

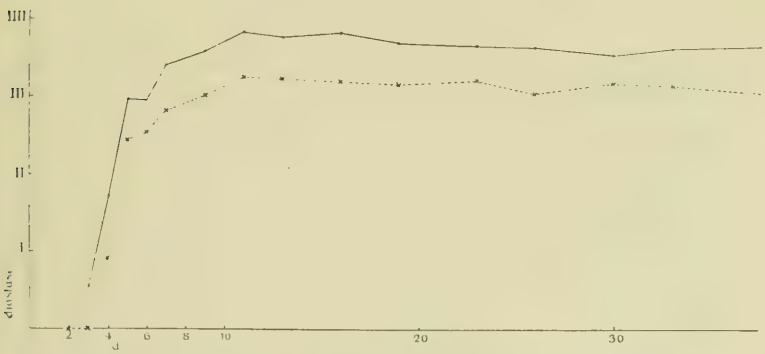


Fig. 10. Starch 0.5%. Diastase in the culture solution. A A———; G A--------- (d = days).

These curves remind us strongly of the curve for the glucose 1% series. They both show only a small serration, which indicates where there is a fall and subsequent rise takes place.

In a third series on 5% starch (fig. 11, table 6C) there was a rather large precipitate of starch after the culture solutions had been sterilised. This precipitate evidently could not be assimilated by the fungus, as is clearly shown i. g. by the dry weight of the 13th day: 116 m.Gr. Besides the mycelium did not form a con-

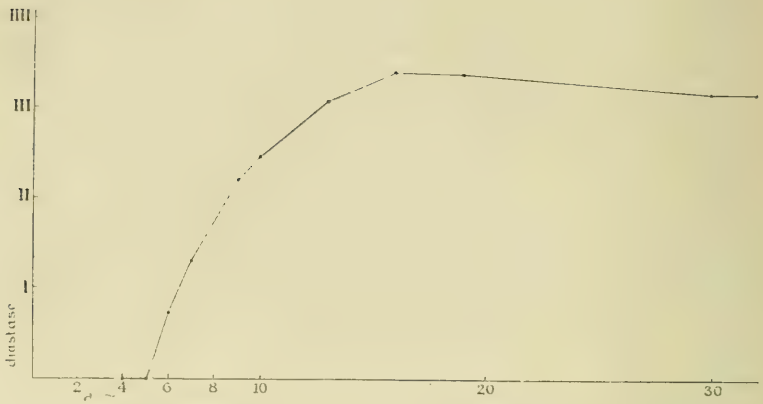


Fig. 11. Diastase in the culture solution. Starch 0.5%; (d = days).

tinuous pellicle but there were large openings in it. We may safely take this series to be one, in which less than 0.5% of foodmaterial has been given. The most remarkable fact about it is, that in the curve there is not even the slightest indication of a fall.

I intended to use this series for a special purpose, rather outside the range of the present subject; that is why I did not take all the usual observations. I am therefore not quite sure, that the dry weight on the 13th day (which was the only weight recorded, except that of the 32d day on which it was 95 m.Gr.) is really the maximum weight. It is however highly improbable that it is far out. Although this series was inoculated with conidia from a culture on starch solution of 0.5%, from a culture solution of the same composition therefore, we find that the production of diastase is considerably weaker than that in series A A. The cause of this may be found in the scanty development of mycelium, but I can say nothing definite about this.

Starch 0.1% + Glucose 4% (9—13; 902) fig. 12 and 12 A, (— · —) table 7.

The curve for the production of diastase in the culture solution again shows the same characteristics as the curve of glucose 4% etc.

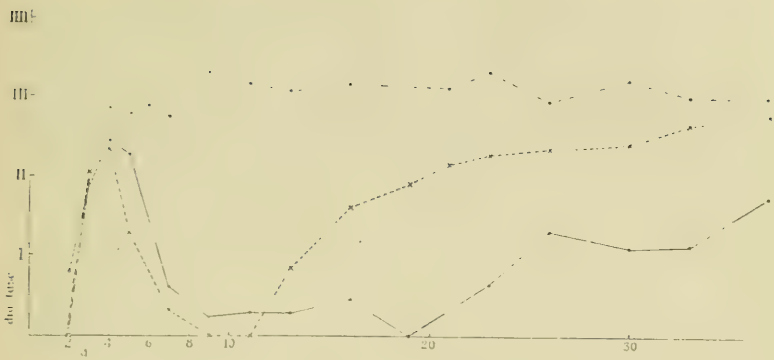


Fig. 12. Diastase in the culture solution.
Starch 0.1% + Glucose 4%: ———
Starch 0.25% + Glucose 2.5%: ·····
Starch 0.4% + Glucose 1%: —·—·— (d = days).

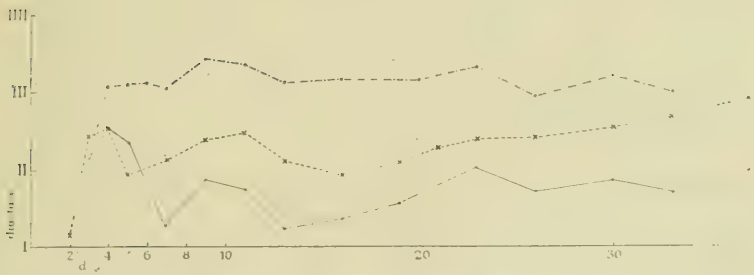


Fig. 12 A. Diastase in the mycelium + culture solution.
Starch 0.1% + Glucose 4%: ———
Starch 0.25% + Glucose 2.5%: ·····
Starch 0.4% + Glucose 1%: —·—·— (d = days).

The minimum is reached on the 9th and 19th days, but the rise after that is much smaller than in any of the cases, we have observed so far. Not much can be gathered from the curve of the enzyme production for the culture solution + mycelium (fig. 12 A ———); one can see indications of the usual course of events, but it is not very pronounced.

Starch 0.25% + Glucose 2.5%. (7—13, 636.5) fig. 12 and 12A, (-------) table 8.

The curve for diastase production in the culture solution (fig. 12 -------) does not show anything new. The minimum is again reached on the 9th day. The curve for the total production (fig. 12A -------) also shows little, at least on preliminary inspection; I shall return to this point later.

Starch 0.4% + Glucose 1%. (7—13; 357) fig. 12 and 12A (-·-·-), table 9.

The curves for this series are very similar to that for glucose 1%; as a matter of fact, both are almost identical.

B. Conclusions.

All the curves that I have discussed so far, make one fact clear at least, namely that for diastase formation it is immaterial whether starch or glucose is given in the culture solutions. The important changes and differences that have been observed, are not the result of the qualitative composition of the foodmaterials, but of the quantity supplied.

I believe that I am entitled to interpret my results as follows. Normally the production of diastase by the fungus rises to a maximum and after this maximum is reached, no more diastase is produced; but the quantity already present, retains its power and concentration for an indefinite time. This course of events is however only seen when nutrition is scanty i. e. less than 0.5% of foodmaterial is supplied in the culture solution. If the foodsupply is abundant, the mycelium secretes many substances into the culture solution. Amongst these there are some (proteids?) which adsorb the enzyme or inhibit its activity in some other way. This inhibition can already be seen during the first days of development, namely from the fact that only a low maximum is reached and after that the concentration even sinks for some time. This sinking of the concentration is rather inversely proportional to the dry weight and coincides more or less with the time, when the maximum

weight is reached, i. e. the stronger the development of the fungus, the more of these inhibiting substances are produced. As the development is dependent on the foodsupply, the latter must be considered to be the primary cause. After some time, these inhibitory substances are broken down or assimilated by the fungus, or removed in some other way. In any case, the diastase is again set free and now we find there appears to be a sudden rise. So for the first time, we are in a position to really estimate all the diastase that has been produced by *Aspergillus niger*. So much enzyme is set free in this way that the curve shows a second maximum, which is much higher than the first and remains almost at the same level for a long time[1]. We can also see now why the curves, which represent the production of diastase in the mycelium + culture solution (as for example in fig. 12A), follow a course from which very little can be learnt. The enzyme in the mycelium is not under the influence of the inhibitory substances in the solution and it therefore partially counteracts the fall which is seen, when the culture solution is observed alone; that is why it seems to disturb the course of the curve to some extent, when it is drawn to represent the amount of diastase, found in both the culture solution and the mycelium.

We might also imagine that the sugars, which are still present in the solutions, disturb the chemical equilibrium of the reaction and retard the hydrolysis in this way. This really takes place, when maltose is added to a mixture of diastase and starch solution. In an experiment I obtained the following results. I used a solution of diastase, which completely hydrolysed a given amount of starch in 185 secs. If the mixture contained 1% maltose, it took 440 secs.

---

[1] Perhaps we may look upon the sudden rise of diastase concentration on the last day of observation of the series A G, table 1 B, as the beginning of this "setting free" of the enzyme. The dry weight in this series was very high: 1217 m.Gr., so that we may imagine that so much of the inhibitory substances was secreted, that almost all the diastase had been neutralised, but that in the end the setting free began, so that on that last day a rather large amount of diastase was found. This single observation however, does not suffice to entitle us to this conclusion.

and with 2% maltose 1140 secs. As the enzyme of *Aspergillus niger* changes starch into maltose (see page 251, note), the experiments on glucose are not influenced by this factor at all, but where the culture solution also contains starch, the maltose, which is formed, may act as an inhibitory influence during the first few days. This can not be the main cause however, because the minimum is only reached some time after all of the foodmaterials have been consumed.

The total amount of enzyme, produced at the end of the experiment, is always the same, no matter what the concentration was of the culture solution. In the series on 0.5—2.5% at least, we see that the same high maximum is reached in all cases. The maximum is not so high in the series on 4%, but in this case the inhibitory substances are formed more abundantly and it will therefore take a longer time before all of the diastase has again been set free. The same of course is true of the 5% solution.

I therefore draw the conclusion, that neither qualitative nor quantitative changes in the foodmaterial have any influence at all on the amount of diastase which is produced by *Aspergillus niger*. This must be true of culture solutions containing glucose and (or) starch at least. A high concentration temporarily seems to change the course of events. That is why I think that the curve in fig. 11, for the third series on starch 0.5%, is the only one, which gives a true picture of the course, taken by the production of diastase of the fungus (compare also fig. 2).

Some important facts seem to support the view I hold on this matter.

Turning to fig. 13 and table 10 on the series, grown on 5% maltose (11—13; 1040.5), we see that there is an apparent maximum, which is followed by a decrease. This fall in concentration is however not nearly as large as in the case of the 5% glucose series, and the subsequent rise is not so great either. Evidently *Aspergillus niger* produces very little maltase. If a culture solution, containing maltose is used, the maltose takes a very long time to disappear. Glucose and other foodmaterials had generally disappeared on the

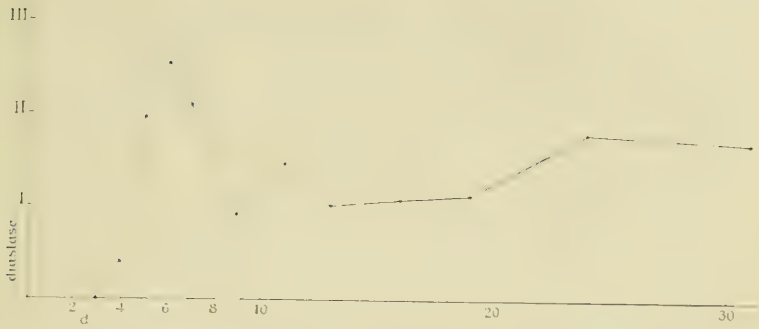


Fig. 13. Maltose 5%. Diastase in the culture solution, (d = days).

10th or 12th day, but in this case a considerable quantity of sugar is left even on the 24th and 31st day[1], as can be seen from the rotation of the culture solution in the polarimeter. This is in other series zero on the days in which the maximum dry weight is reached, i. e. the 10th or 12th days; here it is = 1°23′24″ on the 24th day, on which the dry weight only has diminished to 911 m.Gr. Dissimilation has here gained the upperhand, yet assimilation is still so active, that there is little decrease. So it is probable, that at the same time substances are secreted, which prevent the diastase from unfolding its full powers. The maltose itself must also retard the action of the enzyme. If the series had been longer proceeded

[1] The rotation of the culture solution shows, as might have been expected, that *Aspergillus niger* changes maltose into glucose. This however takes such a very long time, that we can not imagine glucose is the end product of the hydrolysis of starch. This hydrolysis in most cases is so rapid, that the end product can not be but maltose.

I am strengthened in this opinion by the following fact: in the third series, grown on 5% starch, the reducing power of the culture solution was tested every day. When on the 9th day all the starch had disappeared, the reducing power of the solution was found to be equal to that of a 0.4% maltose solution i. e. equal volumes of 0.4% maltose solution and culture solution reduced the same amount of Fehlings solution. This is not a positive proof that in this case maltose is the end product, but it makes it very probable.

with, I feel sure that at a later date, just as much amylase would have been found as in all the other series. Unfortunately I had not enough cultures and did not have the time to grow them.

A large number of facts, which I got from totally different observations seem to confirm this view; or at least they can be explained by it in a very reasonable way.

I have already mentioned that after, had done the above observations, I saved what was left of all the culture solutions. Daily or weekly tests were regularly performed to see, whether their concentration of diastase was diminishing and if so, how. It is hardly possible to give all my results, as there are some hundreds of observations. There is also no necessity to do so, because I can state in a few words what can be learnt from them.

The culture solutions of the three series, grown on 0.5% starch, seemed to preserve their enzyme concentration for an indefinite time. The hydrolysing power of these solutions was as great after about ten months as it had been on the first day when the solution had been filtered from the mycelium[1]. There are a few exceptions to this however in the case of the A G series. The reader will remember that the development of mycelium was the greatest in this series of the three and reached its maximum between the 9th and 13th days. The culture solutions which had been obtained on these four days showed a decrease in the enzyme concentration. After 34 days there was found to be left of the original concentration:

in the liquid of the 7th	day	50 %
9th	,,	60 %
11th	,,	78 %
13th	,,	82 %

So there were enough of the inhibitory substances in these solutions to retard the action of the enzyme.

Of the A A series I allowed one culture to grow for 175 days and then I proceeded with it in the usual way. I expected that the

[1] This makes clear that the influence of the electric light during the hours of the experiments, has been none.

products of decomposition by the mycelium would have completely destroyed or inhibited the action of the diastase. Yet the enzyme concentration was found to be = 577, i. e. rather considerable and after about seven months, 72% of the original concentration was still found. The dry weight of this 175th day was 110 m.Gr. i. e. hardly less than the weight on the 40th—50th days of this series. There can therefore be no reason to assume, that there were strong processes of decomposition and this explains why such a relatively large amount of diastase was found.

In the case of the series on 2% starch, I could only save the liquids of the last four days of observation, viz. of the 29th, 32nd, 36th and 45th days. As the curve for enzyme concentration shows the rise long before this, I assumed that most of the enzyme was free by this time and I expected that the liquids would loose little of their hydrolytic powers. This expectation was confirmed.

the culture solution of the	29th	day, after	62	days still	contained	82%
	32th	,, ,,	124	,, ,,	,,	100%
	36th	,, ,,	131	,, ,,	,,	90%
	36th	,, ,,	233	,, ,,	,,	75%
	45th	,, ,,	131	,, ,,	,,	79%

It is quite clear too what we may expect from the series on 1—2.5—4 and 5% glucose, viz. the enzyme concentration should be constant in most of the 1% culture solutions. Only those of the days of maximal growth could possibly show a gradual decrease of diastase concentration. The higher the concentration of the glucose was, the more of these liquids would not remain constant and the more rapidly they will loose their strength.

These expectations were realised. In the case of the 1% glucose series (9—16; 261) the culture solutions of the 5th till the 9th days were not constant. After 12 days the following amounts were left:

in the solution of the	5th day	69%
	6th ,,	70%
	7th ,,	50%
	9th ,,	62.5%

For the 2.5% series (11—13, 615.5) the same holds good for the 5th—18th day; 12 days after filtering, the following amounts were left:

in the solution of the 5th	day	70 %
6th	,,	86 %
7th	,,	61 %
11th	,,	8 %
13th	,,	16 %
16th	,,	9 %
18th	,,	62 %

One can already see the influence of the increasing dry weight. This is also the case for the series on 4% glucose. After 10 days the following amounts of enzyme were left in the liquids obtained from the cultures between the 5th and the 18th days:

in the solution of the 5th	day	56 %
6th	,,	46 %
7th	,,	33 %
11th	,,	16 %
13th	,,	7.8 %
16th	,,	86 %
18th	,,	50 %

In this series also the liquids from later days were not quite constant. In most cases 20 to 30% of the diastase had been lost after about two months.

In the case of the 5% glucose series (11—19; 944.5), only the solutions of the last few days have been kept. From the curve in fig. 4 it can be seen, that all the enzyme is never set free. It is therefore quite in accordance with this fact, that even these solutions should loose their strength very rapidly. After 6 days they retained only the following amounts of their enzyme:

the solution of the 33th	day	8 %
37th	,,	9 %
40th	,,	50 %
46th	,,	10 %

We may therefore safely assume, that none of the liquids of this series would have kept their strength for any length of time.

I could not observe all my solutions so long as I should have wished to, because in many cases my supply gave in within a very short time. It was therefore impossible to give observations which had been made after an equal length of time in all cases. I could of course make the number of days, on which the observations were taken, the same for all series, but then I should have to exclude all the results, which I obtained after the smallest number of days, during which those observations were made i. e. 6 days (in the case of the 5% glucose series). Besides, the results would have shown nothing. Yet as they are, they show very clearly the influence of the increase in fungous matter, proving that this influence is directly proportional to the decrease of enzyme action.

The series on maltose gave very poor and disconnected results here.

In the case of 0.1% starch + 4% glucose (9—13; 902), there was no decrease in the liquids of the 3^{d} and the 4th days. No further observations were made.

In the liquids from the 0.25% starch + 2.5% glucose series (7—13; 636.5) the following amounts were left after 6 days:

in the solution of the	4th	day	30 %
	18th	,,	24 %
	19th	,,	20 %
	21th	,,	21 %
	23th	,,	12 %

Liquids from latter days did not loose more than about 15%.

After standing for 12 days, the liquids from the 0.4% starch + 1% glucose series (7—13; 357) gave the following amounts:

in the solution of the	4th	day	54 %
	5th	,,	7.5 %
	9th	,,	2.5 %
	11th	,,	11 %
	13th	,,	13 %

The influence of the inhibiting factors in this case is greater than I expected to see, when considering the relatively small dry weight of the mycelium.

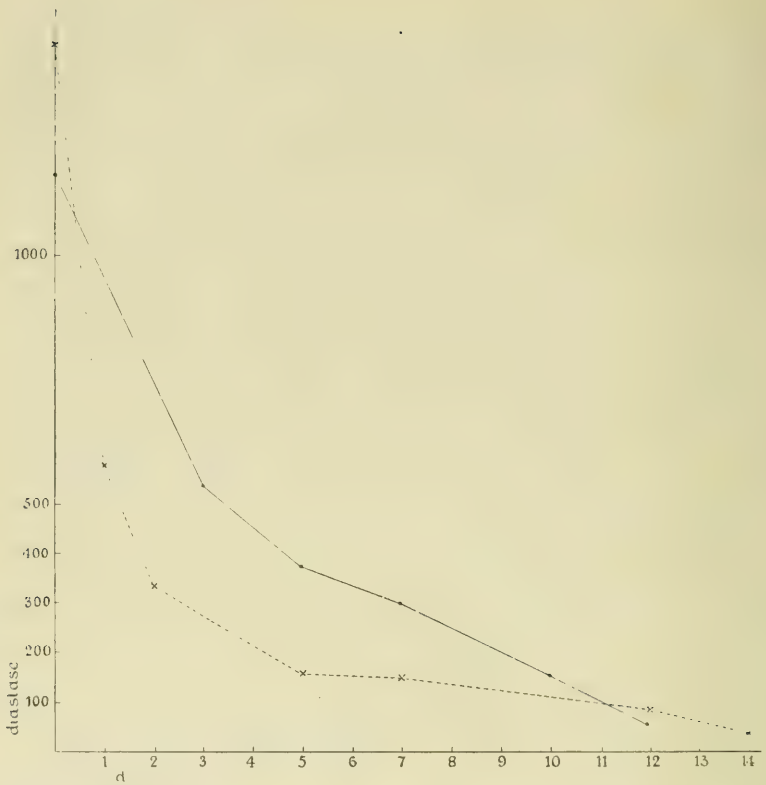


Fig. 14. Decrease in enzyme concentration in the culture solution; series on 0.4% starch + 1% glucose; 11th -------- and 13th day ——— (d = days).

Fig. 14 represents the decrease of the enzyme concentration in the culture solutions of the 11th and the 13th days of the last mentioned series. These curves make it very clear, that the inhibition of the diastase takes place according to the law of mass-action. That is why it is not desirable to compare the results of a slow inhibition with one, taking place very quickly, by making observations on both after an equal and small number of days.

It is quite conceivable that these inhibiting substances may in many cases be present in totally different quantities. Granting

this, we are not surprised that the results, described above, show so many irregularities. More over tables 7—9 show, that individual differences between the diastase concentrations of two cultures, examined on the same day, are greatest on those days, where we should expect the strongest secretion of inhibitory substances.

Just at present, I am as yet unable to give the quantitative relations between the mass of inhibiting substance and the mass of enzyme that is bound by it. I have attended to do by salting out, by precipitation and by other methods, but without result. I can only state positively that we have to deal with very small quantities here. The liquids containing diastase were perfectly clear without exception. $(NH_4)_2SO_4$ even in high concentration gave no perceptible sediment.

IV. SERIES ON SACCHAROSE, GLYCERINE AND LACTOSE.

The series under discussion now, were rather unsuccessful, as far as diastase production is concerned. Yet they show some very remarkable points.

Four series were grown on a solution containing 5% saccharose, viz.

one inoculated with conidia from a culture on glucose 5%.
" " " " " " " " saccharose 5%

and two similar parallel series, but to which were added small quantities of $ZnSO_4$ and $FeSO_4$ (0.0025%; Raulin). This was done because I wanted to try, if the wellknown influence of these salts on the dry weight, would also influence the production of diastase.

All these series formed heavy mycelia, which showed large undulations on their surfaces. The cultures to which iron and zinc salts had been added showed a rather dark lemon colour, due to the iron. The mycelia in these series were very brittle and could not be removed from the flasks in a single piece as they broke easily. Formation of conidia in these also was scanty and only along the sides. The cultures which did not contain zinc and iron

were covered after some time by a layer of conidia, which was not very dense.

Saccharose 5%. (28—37; 1058), table 11 A.

G S: i. e. inoculated with conidia from a culture on 5% glucose.

Saccharose 5% (18—22; 989), table 11 B.

S S: i. e. inoculated with conidia from a culture on 5% sac charose.

Development of diastase in the culture solutions of both series is very insignificant. After the 13th day a small amount of diastase was found in the mycelium of G S and this for all further observations remains practically constant. In S S not even this small amount of diastase is found. Such small quantities are formed, that they may safely be neglected. The hydrolysis of the saccharose and the assimilation of the inverted sugar almost took equal times in both series. I have no explanation to offer for the fact, that the maximum dry weight in G S was reached later than in S S.

Saccharose 5% + $F\ddot{e}$ + $Z\ddot{n}$ (11—16; 1426) table 12 A.

G S′ : i. e. inoculated with conidia from a culture on 5% glucose.

Saccharose 5% + $F\ddot{e}$ + $Z\ddot{n}$ (11—18; 1417) table 12 B.

S S′ : i. e. inoculated with conidia from a culture on 5% saccharose.

The dry weight here is really greater than in the former series to which no zinc and iron salts had been added; besides the maximum weight is reached much sooner.

After the 11th day some diastase appears in the mycelium of G S′ which on the 26th day has disappeared again. This is about double the amount found in the G S series above and this relative increase is probably due to the influence of zinc and iron ions. The fact that in S S′ there is no diastase formation, as it was the case in S S, is the only indication of the differences, due to the origin of the conidia. Nevertheless a simple fact like this one may cause two observers to disagree entirely, simply because they did not notice from what type of culture they obtained the conidia, from which they grew their cultures.

The most striking fact in these observations is the small amount of diastase formed on saccharose. As far as I know, no investigators before me found such large differences of diastase production on starch, glucose and saccharose. Katz and Kylin always speak of "reichliche Mengen", but this may be so, because they always mixed their saccharose with 0.25% starch. Most other investigators give equally vague indications, and we may draw the conclusion that they never found much less diastase production on saccharose than on other sugars. It is possible that in my case the large dry weight of the mycelium may have influenced the results. We can safely imagine this to be the case for the series on cane sugar + $Fe^{\cdot\cdot}$ + Zn.. Here the weight amounted to 1426 and 1417 mgrs. and perhaps we may add to this a possible disadvantageous influence of the iron and zinc. In the S S and G S series it is much less probable that we should consider the influence of the dry weight (989 and 1059 mgrs.). In the first case it only differs very slightly from that of the series G G (944 mgrs.) where there was a considerable development of diastase. In any case it is conceivable that this small increase in dry weight just may be able to turn the scale.

If all this is true, we might expect that *Aspergillus niger* should produce large quantities of diastase when cultivated on lower concentrations of cane sugar, e. g. 1%. I tried to find out if this really was the case. For this purpose I made six cultures on 1% saccharose (with conidia from a 4% glucose culture). Two of these I examined on the 7th, 14th and 21st days. The results may be seen in the following table:

days	diastase in the myc.	P_H of the myc. extract	diastase in the culture solution	P_H of the cult. sol.	dry weight
7	25	6.5	18.7	6.65	54
14	23	3.05	21	2.95	274
21	50	2.65	524[1]	2.50	303

[1] This result is the average of the observations on two cultures.

Development was very slow in the beginning. On the 7th day the results as a whole were negative; on the 14th day the degree of acidity and development of mycelium were such, that a good production of amylase could have been expected; yet none was found. So we assume that not only the concentration, but also the chemical constitution ot the cane sugar made itself felt. The amounts of diastase that did appear, were very small and may be attributed to the influence of the 4% glucose solution on which the conidia, I started off with, were grown.

On the 21st day however, the results were entirely as I had expected them to be. The quantity of diastase found in the culture solution was, it is true, not quite as great as on 1% glucose; yet there was such a great rise in diastase production, that I do not hesitate to accept this as an absolute confirmation of my supposition mentioned above.

Michaelis and Menten have determined what influence admixtures have when they are added to the combination enzyme-substratum i. c. invertase-saccharose. They found that there are substances, which greatly diminish the affinity of the enzyme to its substratum. The split products of cane sugar did so to some degree, glycerine for instance had a much stronger influence. Perhaps we must consider saccharose and fructose as such admixtures in the starch-diastase combination. This fact would also explain why there was no diastase production on 5% saccharose: this experiment was not continued long enough to exclude all inhibitory factors, first the saccharose and fructose, later on the great weight of the fungus. If once we succeed to overcome these sources of errors, the production of diastase can be observed as happened in the small experiment on the 1% saccharose cultures.

Glycerine 5% (28—33; 1021) table 13 A
inoculated with conidia from a culture on 5% glucose;
Glycerine 5% (29; 998) table 13 B
inoculated with conidia from a culture on 5% glycerine.

Development on glycerine was very slow; in the end however

there appeared compact, rolled up and detached bits of mycelium, which floated on the surface of the liquid. They were light grey because of the conidia, which were closely attached to them.

As can be seen from both tables, there is no production of diastase in either of the series worth while mentioning. But we may not conclude from this, that *Aspergillus niger* produces no diastase on glycerine. We ought to find out first, if we can obtain the same results with lower concentrations of glycerine, as we got with 1% cane sugar. At present I can only state, that in cultures an 5% glycerine, the factors which possibly inhibit the production of diastase, have not yet disappeared after 52 days.

Two parallel series were also grown on 5% lactose. On this culture solution there was almost no development. There seems to be no lactase in *Aspergillus niger* and consequently it can not be produced, even if it is necessary. The rotation of the culture solution was 2°28′3″ on the first day and 2°24′36″ on the 19th day. There were very small bits of pellicle formed, which were so scanty, that they only became visible, when coloured by the development of conidia. As these results are of no importance, I have not tabulated them; it is almost superfluous to mention, that no amylase was produced.

V. SUMMARY.

Before we experiment with the enzymes of fungi, it is imperative that we should know, what hydrogen ion concentration is wanted for the optimal reaction of these enzymes. *Aspergillus niger* produces the necessary degree of acidity in its own culture solution. This however is not the case with all fungi.

It is of the utmost importance to know, what nutrient base is used in the cultures, from which we obtain the conidia for our experiments. It is always best to take these conidia from cultures on solutions of the same chemical composition as those, on which we intend to grow them.

Aspergillus niger produces large quantities of diastase from the beginning of its development until a maximum is reached. Then

no more is secreted, but this maximum amount, which is then present, remains constant during the entire lifetime of the fungus. This was found to be the case when cultivated on glucose, starch and maltose. Neither the chemical composition, nor the quantity of these substances seemed to have any influence.

If the concentration of the culture solution is higher than 1%, it may disturb the course of enzyme production temporarily, because certain substances are formed, which inhibit the action of the enzyme. These substances disappear during the course of development and the normal maximal quantity of enzyme is eventually produced.

The diastase of *Aspergillus niger* is secreted into the culture solution immediately after it is formed.

The diastase may be kept for a long time without loosing its strength.

Saccharose has a deleterious influence on the action of diastase. For some reason or other, the normal amount of diastase appears, after all the cane sugar and its split products have disappeared from the culture solution.

When *Aspergillus niger* was grown on 5% glycerine, no diastase production could be proved at all.

Aspergillus niger has no lactase, even if it is grown on lactose. There is therefore practically no development of the fungus on this substance.

Before I close I have pleasure to thank prof. Dr. F. A. F. C. Went, not only for his very valuable help, but also for his kindly allowing me to proceed with his own experiment and for putting at my disposal all the facilities of the Botanical Laboratory in Utrecht. Without this very material help, I should have been unable to carry out this research. I therefore wish to express my heartfelt thanks at this point.

Utrecht, Botanical Laboratory 1920—1922. Presented April 1922.

VI. LITERATURE.

1. Adler, L. Biochem. Zeitschr. Bd. 77 1916. Über den Einfluss der Wasserstoffionen auf die Wirksamkeit der Malzdiastase.
2. Barnett, G. D. and Barnett, C. W. Proc. Soc. of Exp. Biol. and Med. Vol. 18, 1920. Colorimetric determination of H concentration by means of a doublewedge comparator.
3. Bayliss, W. M. Principles of general Physiology. London—New-York 1918.
4. Benecke, W. Bot. Zeitung Bd. 65, 1907. Kleine Mitteilungen über Oxalsäurebildung in Pflanzen.
5. Biedermann, W. Fermentforschung Bd. I, 1916. Fermentstudien I. Die Autolyse der Stärke.
6. id. ibid. Fermentstudien 2. Die Autolyse der Stärke.
7. id. ibid. Bd. 2, 1917. Fermentstudien 3. Pepsin und peptische Verdauung.
8. id. ibid. Bd. 3, 1919. Fermentstudien 4. Zur Autolyse der Stärke.
9. id. ibid. Bd. 3, 1920. Fermentstudien 5. Fermentbildung durch Ionenwirkung.
10. id. ibid. Bd. 3, 1920. Bemerkung zu Wohlgemuths und Sallingers Einwände usw.
11. id. ibid. Bd. 4, 1921. Fermentstudien 7. Die organische Komponente der Diastasen und das wahre Wesen der Autolyse der Stärke.
12. id. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie Bd. 183, 1920. Stärke, Stärkekörner und Stärkelösungen.
13. Boas, F. Beih. zum Bot. Centralbl. Abt. 1, Bd. 36, 1919. Unters. über Säurewirkung und Bildung löslicher Stärke bei Schimmelpilzen (*Asp. niger*) I.
14. Boas, F. und Leberle, H. Bioch. Zeitschr. Bd. 90, 1918. Unters. über Säurebildung bei Pilzen und Hefen, I.
15. id. ibid. Bd. 92, 1918. id. II.
16. Boëseken, J. Beknopte scheikunde der suikers. Delft 1918.
17. Brenner, W. Centralbl. für Bakt. Parasitenkunde und Infektionskrankh. Bd. 40, 1914. Die Stickstoffnahrung der Pflanzen.
18. Büsgen, M. Ber. der Deutschen Bot. Ges. Bd. 3, 1885. *Aspergillus Oryzae.*
19. Butkewitsch, W. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 38, 1902. Umwandlung der Eiweissstoffe durch die niederen Pilze im Zusammenhang mit einigen Bedingungen ihrer Entwicklung.
20. Clark, W. M. and Lubs, A. H. Journ. of Bact. Vol. 2, 1917. The colorimetric determination of hydrogen ion concentration and its application in bacteriology.
21. Colin, H. Hydrolyse de quelques polysaccharides par le *Botrytis cinerea.* Thèse de doctorat Paris 1911.

22. Dox, A. W. U. S. Department of Agric. Bureau of animal Industry Bull. 120, Wash. 1910. The intracellular enzyme of *Penicillium* and *Aspergillus*.
23. Duclaux, E. Traité de Microbiologie. T. II, Paris 1899.
24. Eichwald, E. und Fodor, A. Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie. Berlin 1919.
25. Elfving, F. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar, Bd. 6, Afd. A No. 15. 1918—1919. Über die Bildung organischer Säuren durch *Aspergillus niger*.
26. Euler, H. Chemie der Enzyme. München-Wiesbaden 1920.
27. Fermi, C. Centralbl. für Bakt. und Paras.-Kunde. Bd. 10, 1891. Weitere Untersuchungen über die tryptischen Enzyme der Mikroorganismen.
28. Fermi, C. und Montesano, G. Centralbl. für Bakt. und Paras.-Kunde. Abt. 2, Bd. 1, 1895. Die von den Mikroben bedingte Inversion des Rohrzuckers.
29. Fernbach, A. Comptes rendus de l'Ac. des sc. T. 142, 1906. Influence de la réaction du milieu sur l'activité des diastases.
30. Fischer, E. Ber. der Deutschen Chem. Ges. Bd. 27 III, 1894. Einfluss der Configuration auf die Wirkung der Enzyme.
31. Funke, G. L. Proc. Royal Ac. of Sc. Amst. 1922, vol. 25. The influence of hydrogen ion concentration on the action of amylase of *Aspergillus niger*.
32. Grezes, G. Ann. de l'Inst. Pasteur. T. 26, 1912. Recherches sur la sucrase de l'*Aspergillus niger*.
33. Katz, J. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 31, 1898. Die regulatorische Bildung von Diastase durch Pilze.
34. Kylin, H. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 53, 1911. Über Enzymbildung und Enzymregulation bei einigen Schimmelpilzen.
35. Lappalainen, H. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. Bd. LXII, 1919—1920, Afd. A No. 1. Biochemische Studien an *Aspergillus niger*. Akad. Abhandlung.
36. Lippmann, O. v. Chemie der Zuckerarten. Braunschweig 1895.
37. Michaëlis, L. Bioch. Zeitschr. Bd. 33, 1911. Über die Dissoziation der amphoteren Electrolyte.
38. Michaëlis, L. und Davidsohn, H. Bioch. Zeitschr. Bd. 35, 1911. Die Wirkung der H'Ionen auf das Invertin.
39. Michaëlis, L. und Menten, Miss M. L. Bioch. Zeitschr. Bd. 49, 1913. Die Kinetik der Invertinwirkung.
40. Michaëlis, L. und Pechstein, H. Bioch. Zeitschr. Bd. 59, 1914. Die Wirkungsbedingungen der Speicheldiastase.
41. Pekelharing, C. A. Rec. des trav. bot. néerl. Vol. 16, 1919. Some remarks on enzymes.
42. Pfeffer, W. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 28, 1895. Über Election organischer Nährstoffe.

43. Pottevin, H. Ann. de l'Inst. Pasteur. T. 27, 1913. Influence de la configuration stéréo-chimique des glucosides sur l'activité des diastases hydrolitiques.
44. Raulin, J. Etudes chimiques sur la végétation. Thèse de doctorat Paris 1870.
45. Ringer, W. E. en Trigt, H. van. Onderz. physiol. lab. Utr. 5de reeks. Vol. 14, 1913. Over den invloed van de reactie op de werking van ptyaline.
46. Schiemann, E. Zeitschr. für ind. Abst.- und Vererb.-Lehre. Bd. 8, 1912. Mutationen bei *Aspergillus niger* van Tieghem.
47. Sörensen, S. P. L. Bioch. Zeitschr. Bd. 21, 1909. Enzymstudien II.
48. Wehmer, C. Bot. Zeitung. Bd. 49, 1891. Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze.
49. id. Ber. der Deutschen bot. Ges. Bd. 24, 1906. Die Bildung freier Oxalsäure durch *Aspergillus niger*.
50. id. Bioch. Zeitschr. Bd. 59, 1914. Der Gang der Acidität in Kulturen von *Aspergillus niger* bei wechselnder Stickstoffquelle.
51. Went, F. A. F. C. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 36, 1901. Über den Einfluss der Nahrung auf die Enzymbildung durch *Monilia sitophila* (Mont.) Sacc.
52. id. Zittingsverslag der Kon. Acad. van Wet. te Amst. Dl. 27, 1918. De loop van de vorming van diastase.
53. Westerdijk, Joha. en Luyk, A. van. Meded. uit het phytopath. lab. „W. C. Scholten". Amst. Dl. 4, 1920. Die Gloeosporien der Eiche und der Platane.
54. Wohlgemuth, J. Bioch. Zeitschr. Bd. 9, 1908. Methode zur quantitativen Bestimmung der diastatischen Fermente.
55. Wortmann, J. Zeitschr. für physiol. Chemie. Bd. 6, 1882. Untersuchungen über das diastatische Ferment der Bakterien.

VII. TABLES.

Table 1 A. G G glucose 5 %.				Table 1 B. A G glucose 5 %.		
days	diastase in the mycelium[1]	diastase in the culture solution[1]	dry weight in m.Gr.	diastase in the mycelium[1]	diastase in the culture solution[1]	dry weight in m.Gr.
2	2.7	8	71	3.5	4.5	67
3	2.5	10.5	92	3.8	4	112
4	75.1	190	315	11.5	12.5	264
5	40	300	357	8.5	13.5	399
6	35	180	524	6	5.5	571
7	15	20	615	3.5	0	885
9	16.5	0.75	818	15	0	1330
11	23	0	981	2.5	0.35	1125
13	10	0.9	993	9	0	1213
16	30	0	865	12.5	0	1200
19	50	2.5	939	8.1	0	956
23	68	12.3	714	6	0	886
26	10	20.9	724	7.5	1	851
30	33	31.5	671	9.4	2.9	889
33	9.1	92.5	656	8.6	2.3	841
37	60	454.5	—	—	—	—
40	25	364	698	10.7	16.4	779
46	17		671	11.7	160.	807

[1] The figures in these columns are the averages of the results of observations on at least two cultures.

Table 2. Glucose 4 %.

days	rotation of the culture solution 10 c.M.	diastase in the mycelium	P_H of the mycelium extract	diastase in the culture solution	P_H of the culture solution	dry weight in m.Gr.
3	1°47′24″	7.5	5.8	10	5.9	—
4	1°40′48″	10	5.25	33.3	3.8	112
5	—	68	4.25	70	3.6	291
6	—	—	—	75.5	2.6	510
7	1°18′ 0″	—	—	65.2	2.3	505
9	—	—	—	18.7	2.0	643
11	0°37′48″	—	—	93.5	2.0	864
13	0°24′ 0″	—	—	150	2.0	922
16	0°11′24″	—	—	2500	1.95	899
18	0° 9′ 0″	375	3.1	2308.2	2.1	819
23	—	—		2000	4.2	763
26	—	428	3.2	3000	4.3	696
31	—	37.5	3.2	750	4.4	683
37	—	150	3.3	2500	4.2	580

Table 3. Glucose 2.5 %.

days	rotation of the culture solution	diastase in the mycelium. water-extract	P_H of the water-extract of the mycelium	diastase in the mycelium extract of the culture solution	P_H of the mycelium. extracted with the culture solution	diastase in the culture solution	P_H of the culture solution	dry weight in m.Gr.
3	1° 5′24″			7.5	5.4	10.7	5.9	—
4	1° 0′ 0″	12.5	6.9	28	5.2	33.3	4.6	54
5	—	10.7	6.6	75	3.6	83.3	3.9	117
6	—	10	6.2	111	3.4	125	3.2	351
7	0°43′12″	13.7	6.25	—	—	176.5	3.—	359
9	—	14.4	6.05	100	4.2	68.2	2.05	435
11	0° 4′12″	22.4	6.0	—	—	130.4	2.—	617
13	0° 0′14″	16.7	6.1	—	—	167	1.95	614
16	0° 0′ 0″	82.5	5.9	—	—	714.3	2.1	542
18	—	30	6.1	50	3.2	2308.2	2.9	543
23	—	12	6.0	88.2	3.25	1071	3.2	481
25	—	57.7	6.2	250	3.4	1154	3.25	—
26	—	—	—	428.7	3.2	1875	3.2	434
31	—	30	6.15	166.7	3.3	2308.4	3.2	472

Table 4. Glucose 1 %.

days	rotation of the culture solution 10 c.M.	diastase in the mycelium	P_H of the mycelium extract	diastase in the culture solution	P_H of the culture solution	dry weight in m.Gr.
3	0°25′12″	27.8	5.45	5	6.6	38
4	—	166.7	5.1	200	3.55	107
5	0°12′ 0″	349	3.45	789.5	3.05	161
6	—	357	3.25	833.3	3.—	299
7	—	—	—	1071.4	3.—	234
9	—	—	—	2000	2.9	251
11	0° 0′ 7″	—	—	3000	3.—	275
13	0° 0′ 0″	—	—	2727.3	3.—	263
16	—	—	—	5454.5	3.05	254
18	—	—	—	6000	3.15	229
23	—	—	—	4286	3.55	238
26	—	—	—	4286	3.4	224
31	—	84	3.3	6000	3.5	254
37	—	18.5	3.4	6000	3.35	205

Table 5. Amylum 2 %.

days	diastase in the mycelium	P_H of the mycelium extract	diastase in the culture solution	P_H of the culture solution	dry weight in m.Gr.
3	4.6	7	0	6.5	135
5	0	4.8	2	5.1	201
7	6.4	4.6	457.1	3.4	248
8	10	4.65	333.3	3.1	
10	16.6	4.2	83.3	3.15	
11×	12.5	4.—	8.2	2.4	499
18	9.7	4.—	10	2.05	486
22	5.4	3.95	18.7	2.4	495
25	5	3.9	30	2.1	417
29	3	4.1	833.3	3.1	380
32	3.3	4.0	1500	3.9	
36	3.5	4.2	1666.7	3.8	372
45	3.75	4.35	3000	3.85	

days	Table 6 A. Amylum 0.5 % A A. diastase in the mycelium[1]	diastase in the culture solution[1]	dry weight in m.Gr.	6 B. Amylum 0.5 % G A. diastase in the mycelium[1]	diastase in the culture solution[1]	dry weight in m.Gr.	6 C. Amylum 0.5 %. diastase in the culture solution	PH of the culture solution
2	0	0	1	0	0	4	—	—
3	2	3.5	26	3.75	0	9	—	—
4	300	53.5	71	250	79	103	—	—
5×A	280	900	122	120	270	121	0	7
6×B	560	900	122	220	320	104	5.4	6.6
7	140	2500	152	210	790	158	20	6.1
9×C	33	3390	160	130	1000	191	166.7	4.6
10	—	—	—	—	—	—	300	4.05
11	20	6330	152	37.5	1760	172	357.1	3.8
13	12	5290	144	15	1680	170	1250	3.35
16	10	6260	129	25	1550	144	2500	3.1
19	8.6	4670	110	12.5	1450	139	2307.7	3.6
23	67.2	3960	111	30	1560	111	—	—
26	17.8	4440	133	93	1077	137	—	—
30	9.2	3780	141	23.6	1560	140	—	—
32	—	—	—	—	—	—	1579	3.9
33	15	4090	130	13.6	1410	132	—	—
40	104.2	4749	140	95.2	993.6	146	—	—
46	14.6	5292	122	13.6	672.5	110	—	—
52	10	4398	—	12	638.5	139	—	—
58	—	—	—	21.4	675.3	147	—	—

[1] The figures in these columns are the averages of the results of observations on at least two cultures.

Table 7. Amylum 0.1 % + Glucose 4 %.

days	diastase in the mycelium, water extract	diastase in the mycelium, extracted with the culture solution	diastase in the culture solution of flask 1	diastase in the culture solution of flask 2	average of flask 1 and 2	dry weight in m.Gr.
2	8	7.5	6	7	6.5	91
3×	9.4	53.6	50	120	85	174
4×	30	53.6	214.5	333.3	273.9	390
5	33.3	42.8	33.3	333.3	183.3	403
7	15	15	4.2	4.2	4.2	775
9	115	75	3	0.6	1.8	913
11	50	55	1.5	2.5	2	908
13	67	16.6	1	3	2	885
16	48	20	1.5	4.2	2.9	775
19	42.9	37.5	1	1	1	793
23	33.3	100	4	4.5	4.3	621
26	23	33.3	20	—	20	—
30	130	60	8.8	16.4	12.6	649
33	53.6	37.5	11.5	15	13.3	—
37	6.8	44.1	78.9	30	54.5	576

Table 8. Amylum 0.25 % + Glucose 2.5 %.

days	diastase in the mycelium, water-extract	diastase in the mycelium, extracted with the culture solution	diastase in the culture solution of flask 1	diastase in the culture solution of flask 2	average of flask 1 and 2	dry weight in m.Gr.
2	4.9	15	0	0	0	56
3	21.4	158	130	88.2	109.1	152
4×	33.3	120	166.7	250	208.3	372
5	33.3	68.1	15	25	20	477
7	54.2	143	3	2.5	2.75	680
9	166.7	250	2	3	2.5	649
11	50	300	4.3	2	6.1	613
13	75	120	7.5	7.1	7.2	604
16	39.5	44.1	41.8	41.8	41.8	454
18	25	75	50	10.7	78	465
21	28.8	50	142.8	—	142.8	—
23	28.3	62.5	200.5	166.7	183.3	360
26	2.5	43	214.5	—	214.5	—
30	3.4	85.7	250	250	250	447
33	7.5	40	428.6	—	428.6	—
37	4.3	63.8	428.6	680.9	554.6	403

Table 9. Amylum 0.4 % + Glucose 1 %.

days	diastase in the mycelium, water-extract	diastase in the mycelium, extracted with the culture solution	diastase in the culture solution of flask 1	diastase in the culture solution of flask 2	average of flask 1 and 2	dry weight in m.Gr.
2	3.5	15	0	0	0	47
3	5	58.2	107	65.2	86.1	93
4×	30	454.6	652	750	701	237
5	50	600	441	750	595.5	319
6	43.3	555.5	750	—	750	—
7	47	555.5	375	714	544.5	378
9	176.4	625	1875	2145	2010	347
11	120	750	1500	1364	1432	355
13	45.4	200	1150	1150	1150	349
16	17.3	49	1250	1666.7	1458	295
19	39.5	187.5	1580	1111	1346	278
21	32	57.7	1250	—	1250	—
23	1	60	1500	2500	2000	292
26	3.9	34	833.3	—	833.3	—
30	11.1	39.5	1875	1363	1614	279
33	4.3	40	967.7	—	967.7	—
37	7.4	—	1000	935	976.5	307

Table 10. Maltose 5 %.

days	rotation of the culture solution 10 c.M.	diastase in the mycelium	P_H of the mycelium extract	diastase in the culture solution	P_H of the culture solution	dry weight in m.Gr.
3	5°29′ 6″	0.5	7	0.4	6.43	—
4	5°41′ 6″	4.4	6.83	2.5	6.3	—
5	5° 9′ 0″	0	4.5	93.5	4.5	240
6	4°38′12″	0.4	3.1	333.3	2.75	410
7	—	25	2.9	157.9	2.06	580
9	2°53′31″	36.3	2.25	8.3	1.85	856
11	2° 3′36″	37.5	2.1	30	1.80	1041
13	2°10′24″	11.5	2.—	10	1.80	1040
16	1°45′34″	18.7	1.9	15	1.95	996
19	1°33′36″	18.7	2.1	16.7	1.90	924
24	1°23′24″	39.5	2.05	57.8	1.95	911
31	0°43′21″	—	—	50	2.—	853

Table 11A. Saccharose 5 %. GS.

days	rotation of the culture solution 10 c.M.	diastase in the mycelium	P_H of the mycelium extract	diastase in the culture solution	P_H of the culture solution	dry weight in m.Gr.
2	+3°45′20″	—	—	18.7	7	1
3	+3°45′ 3″	7	7	11.3	6.2	120
4	+1°32′14″	8.8	6.8	12.9	6.0	179
5	+0° 6′ 5″	1.4	6.1	1.3	5.2	248
6	−0°38′22″	0.5	5.9	4.7	4.1	376
7	−1°43′12″	1.4	5.1	5	4.0	394
9	−1°29′36″	0	4.2	0	2.8	613
11	−1°21′52″	2.1	3.9	1.5	3.0	614
13	−1°19′41″	21.5	3.3	0	2.6	587
14	—	25	3.1	0	2.1	—
16	−1°12′24″	11.5	2.6	0	1.95	746
17	—	27.3	2.3	0	1.8	—
18	−1°43′12″	29.5	2.7	0	1.85	—
19	−1°10′28″	21.5	2.2	0	1.90	—
20	—	27.3	2.0	0	2.1	817
21	−1° 0′19″	34	2.4	0	2.2	—
24	−0°33′ 8″	25	2.6	0	2.1	886
26	0° 0′ 0″	28.7	2.6	0	2.4	—
28	—	15	2.7	0	2.7	1100
30	—	18.7	3.1	0	2.2	—
33	—	23	2.8	0	2.15	1040
37	—	25	2.9	0.5	2.4	1034

Table 11B. Saccharose 5 %. SS.

days	rotation of the culture solution 10 c.M.	diastase in the mycelium	diastase in the culture solution	dry weight in m.Gr.
2	+3°15′35″	0	4.5	—
3	—	—	—	—
4	—	—	—	—
5	+0°43′20″	0	1.5	148
6	—	—	—	—
7	—	1	2.5	—
9	—	—	—	—
11	−1°38′42″	1.2	1	688
13	—	—	—	—
14	—	—	—	—
16	—	—	—	—
17	—	—	—	—
18	−1° 0′36″	7.5	0	916
19	—	—	—	—
20	—	—	—	—
21	−0°32′22″	18	0	1062
24	—	—	—	—
26	0° 0′ 0″	7.5	0	901
28	—	7.1	0	850
30	—	3.7	0	—
33	—	—	—	—
37	—	15	0	903

	Table 12 A. Saccharose 5% +F̈e+Z̈n GS′						12B. Saccharose 5% +F̈e+Z̈n SS′			
days	rotation of the culture solution 10 c.M.	diastase in the mycelium	PH of the mycelium extract	diastase in the culture solution	PH of the culture solution	dry weight in m.Gr.	rotation of the culture solution 10 c.M.	diastase in the mycelium	diastase in the culture solution	dry weight in m.Gr.
3	+2°45′17″	6.5	6.8	12.5	6.8	118	+2°48′44″	1.8	0.5	—
4	—	9.5	5.9	9.8	5.8	182	—	—	—	—
5	+0° 0′22″	7.4	5.1	6.9	4.95	361	+0°32′22″	0	1	183
6	—	5	4.2	3.1	3.6	555	—	—	—	—
7	—	5	3.4	1.1	3.1	752	−0°16′24″	4.6	8.1	—
9	—	2.5	3.05	0	2.2	1115	—	—	—	—
11	−1°50′46″	46.8	2.45	0	2.1	1440	−0°32′24″	15	0	1464
13	—	23.1	2.0	0	1.85	1370	—	—	—	—
14	—	32	1.95	0	1.8	—	—	—	—	—
16	—	42.8	1.8	0	1.95	1469	—	—	—	—
17	—	45.5	1.85	0	1.8	—	—	—	—	—
18	−1°12′28″	26	2.1	0	1.90	—	0° 0′ 0″	9.6	0	1389
19	—	45.5	2.0	0	2.05	—	—	—	—	—
20	—	50	2.15	0	1.95	1203	—	—	—	—
21	−0°32′10″	42.8	2.2	0	2.1	—	—	7.5	1.2	1177
24	0° 0′ 0″	21.4	2.4	1.5	2.2	1194	—	12	4.4	1120
28	—	10	2.1	0	2.3	1057	—	6.9	2.9	1099
33	—	10.7	2.6	0	2.05	1042	—	3.3	21.4	—
37	—	9.5	2.6	1.4	2.3	1034	—	5	0	1103
44	—	5	2.55	11.5	2.2	—	—	—	—	—

	Table 13A. Glycerine 5%.					13B. Glycerine 5%.		
days	diastase in the mycelium	P_H of the mycelium extract	diastase in the culture solution	P_H of the culture solution	dry weight in m.Gr.	diastase in the mycelium	diastase in the culture solution	dry weight in m.Gr.
2	—	—	11	6.6	1	—	—	—
3	—	—	8.2	6.1	23	0	0	—
4	—	—	9	6.0	111	—	—	—
5	1.6	6.8	1.6	5.8	97	—	0	48
6	0.5	6.1	0.5	5.45	128	—	—	—
7	1.2	5.95	2.4	5.1	127	0	0	—
9	0	5.8	0	4.8	140	—	—	—
11	0	5.3	0	4.8	176	0.2	0.7	134
13	0	5.0	0	4.7	167	—	—	—
16	5	4.7	5	4.3	476	—	—	—
18	4.9	4.2	1.1	3.8	—	1.7	4	676
19	4.3	3.9	4.3	3.1	—	—	—	—
20	10	3.1	1.4	2.75	610	—	—	—
21	4.7	2.4	6	2.46	—	5	0	685
24	3	2.35	0	2.05	572	4.7	0	504
28	4.7	2.2	1.4	1.90	1052	4.4	0	998
30	13.6	1.95	0	2.05		—	—	—
33	5	2.3	1.3	1.95	990	7.5	0	—
37	5	2.1	0	2.2	943	7.5	0	882
44	2.5	2.4	0	2.72	—	—	—	—
52	5.4	2.7	0	2.35	—	—	—	—

SOMMAIRE.

G. L. Funke. Researches on the formation of diastase by *Aspergillus niger* van Tieghem. With 14 Textfig. . 219

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., Tine Tammes, Ed. Verschaffelt,
Th. Weevers et F. A. F. C. Went.

Volume XIX. Livraison 4.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

A. Oosthoek ⋆ Utrecht ⋆ 1922

A. OOSTHOEK / Editeur / UTRECHT

HUGO DE VRIES
OPERA E PERIODICIS GOLIATA

Sous ce titre un
RECUEIL DES MONOGRAPHIES SCIENTIFIQUES
du grand botaniste vient de paraître.

De Vries a fait tant de recherches sur toutes sortes de terrains que beaucoup de biologistes trouveront sans aucun doute dans cet ouvrage un grand nombre d'études qui les intéresseront.

Il va sans dire toutefois que deux catégories de recherches, où *de Vries* a fait œuvre de pionnier, occupent le premier plan: celles sur le turgor et la plasmolyse, qui ont puissamment contribué au développement de la chimie physique, pour autant que celle-ci, s'occupe de la théorie des solutions, et celles qui se rapportent au problème de l'hérédité.

De Vries a été incontestablement un des premiers qui aient tâché de continuer l'œuvre de Darwin, non pas en dressant des généalogies hypothétiques ou en se jetant dans des spéculations philosophiques mais en faisant des recherches exactement expérimentales au moyen desquelles il comptait pouvoir approfondir les lois de l'hérédité et de la variabilité.

C'est en cela que consiste en tout premier lieu le haut evaleur de tout ce que *de Vries* a produit dans les derniers temps.

Les biologistes et les médecins accueilleront sans doute avec joie la publication d'un recueil de ces études, pour la plupart écrites en langue française, anglaise et allemande et qui, parues en majeure partie dans un grand nombre de revues scientifiques, sont des à présent presque introuvables et souvent inaccesibles.

L'ouvrage est complet en 6 volumes, chacun de ± 580 pages, orné de 19 gravures en couleurs et d'un grand nombre de gravures en noir.

Le prix est pour l'ouvrage complet, relié en toile 50 florins.

Les volumes ne se vendent pas séparément.

L'éditeur

UTRECHT. A. OOSTHOEK.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Beitrag zur Anatomie der Araliaceae. Die Blätter und Stengel von *Aralia montana* Bl.

von

A. W. van der Haar.

Die Araliaceae, zu welchen die *Aralia*-Arten gehören, sind in anatomischer Hinsicht mehrmals untersucht worden. Für diese ausführliche Literatur sei auf: Solereder's Systematische Anatomie der Dicotyledonen, S. 481—487 (1899) und Ergänzungsband S. 165—171 (1908) verwiesen.

Die *Aralia*-Arten, außer *Aralia montana*, sind von mehreren Forschern anatomisch ausführlich studiert worden. *Aralia montana* wurde von Viguier[1] studiert und zwar hinsichtlich der Orientierung der Gefäßbündel im Blattnerv und -Stiel. Meine Untersuchung gibt nicht nur mehrere Bestätigungen der Viguier'schen Befunde, sondern einige Beobachtungen über den Bau des Blattes, des Stengels und der Schleimkanäle, welche von Viguier nicht gegeben wurden. Diese Beobachtungen mögen hier einen Platz finden, auch deshalb, weil die *Aralia montana* eine schwer zugängliche, in den Bergen Java's zerstreute Pflanze ist; wahrscheinlich ist sie infolgedessen nur einmal (Viguier) einer anatomischen Untersuchung unterworfen worden.

Die chemische und pharmakologische Untersuchung des Saponins aus *Aralia montana*-Blatt finden sich in den Berichten der Deutschen Chem. Gesellschaft, Jahrgang 1922, S. 3041—3069.

[1] Viguier, Recherch. anat. sur la classification des Araliaceae. Ann. sc. nat. Ser. 9, **4**, 1—207 (1906). Siehe ebenso: Solereder.

MAY 2 1922

Das Material verdanke ich der Güte des Herrn Dr. W. G. Boorsma in Buitenzorg; es stammt vom Berge „Salak" in Java her.

Das Blatt.

Die Blätter (Fig. 1) sitzen unmittelbar den Knoten der gegliederten Stengel an. Letztere, welche von einem weißen Mark gefüllt sind, tragen an den Gliederungen und an den Knoten Stacheln. Der Stengel ist langgegliedert und die Blätter sitzen zu zweien, gegenständig an einem Knoten. Der Stengel ist schwach behaart, das Blatt borstig (Fig. 2[1]). Die Blätter, deren Blattrand gesägt ist, sind länglich-eirund, in einer etwas langen Spitze endend. Die Blätter, deren Nervatur fiedernervig ist, sind ca. 7 c.M. lang, und ca. 3 c.M. breit. Die Farbe ist bräunlich-grün in getrocknetem Zustande; der Geruch ist teeähnlich.

Die Blatthaare sind lang und mehrere Zellen breit; sie entstehen aus mehreren Epidermiszellen; manchmal sind die Haare kurz, jedoch schon mehrere Zellen breit; die Haarzellen sind längsgestreckt und schieben sich über einer großen Oberfläche nebeneinander. Die Haare enden meistens in einer längsgestreckten Gipfelzelle, bisweilen in zwei (wo offenbar die neben der Gipfelzelle liegende Zelle längsgestreckt ist). Die Haare vom *Aralia montana*-Blatte sind also die sogenannten „Zottenhaare", jedoch ohne Drüsenfunktion, wie Güssow (siehe Solereder, S. 484) bei *Aralia nudicaulis* fand.

Die obere Epidermis des Blattes (Fig. 3) ist wie bei *Polyscias nodosa* gebaut. Über der Epidermis läuft die gefaltete Cuticula (in der Figur nicht gezeichnet). Stomata fehlen.

Die untere Epidermis des Blattes ist wie die obere gebaut. Die Epidermis trägt normal gebaute Stomata (Fig. 4 Frontalansicht).

Querschnitt des Blattes: Die obere Epidermis besteht aus einer Zellenreihe; dann folgt eine Reihe längsgestreckter Palissadenzellen, dann ein Schwammparenchym, dann eine Reihe untere

[1] Fig. 2 stellt einen Teil des Blattrandes mit Behaarung, 5 × vergrößert, dar

Epidermis, in welcher die in Fig. 4 wiedergegebenen, normal gebauten, über der Epidermis sich erhebenden Stomata liegen. Das Blatt ist also bifacial gebaut und besitzt kein Hypoderm. In der Blattscheibe kommen Calciumoxalatdrusen vor. Wie bei allen Araliaceae ist die Epidermis nicht verschleimt.

Querschnitt durch den Hauptnerv: (Fig. 5, schematisch). Charakteristisch für die Araliaceae sind auch hier die schizogenen Sekretbehälter. Diese sind nach dem Typus *Polyscias*[1], nicht nach dem Hederatypus gebaut. Das Sekret führt kein Harz, sondern Pektinschleim, wie ich ebenso bei *Polyscias nodosa* (l.c.) gefunden hatte. Solereder (l. c.) spricht von „gummösem" Inhalt der Kanäle der Araliaceae; das soll richtiger „schleimig" heißen, weil der Schleim in Wasser quillt; ein Gummi ist ziemlich schnell darin löslich. Die Schleimgänge von *Aralia montana* sind weitlumig, ihre Lage ist regelmäßiger wie bei *Polyscias nodosa*. Die sezernierenden Zellen der Schleimkanäle sind schmal (siehe für den Inhalt unten).

Die Gefäßbündel liegen im Zentrum; die Anordnung ist nicht wie bei *Polyscias* oder *Hedera*. Sie sind collateral gebaut.

Der Stengel.

Querschnitt: In Fig. 6 ist eine schematische Darstellung der Geweben wiedergegeben. Von außen nach innen folgen: Epidermis, Collenchym, eine braune, sklerotierte Schicht, dünnes Parenchym, in welchem die Schleimgänge liegen, ein Bastbeleg, welcher von dem Kreis der äußersten, normal gebauten Gefäßbündel eingedrungen ist, dann folgt im Mark (Grundparenchym) ein zweiter Kreis umgekehrt orientierter Gefäßbündel, schließlich fast im Zentrum ein Schleimgang. Fast alle Schleimgänge sind nach der Peripherie gedrungen. Im Phloëm der Gefäßbündel liegen kleinere Schleimgänge (sie fehlen in der Zeichnung). Viguier (l. c.) spricht nirgends von Schleimgängen im Phloëm und zeichnet keine, auch nicht in den naturgetreuen Zeichnungen. Übrigens ist Obenstehendes eine Bestätigung der Viguier'schen Befunde.

[1] A. W. van der Haar, Diss. Bern, S. 79 (1913).

Querschnitt durch einen dickeren Stengel: Der Bau ist vom selben Typus wie oben. Das Mark hat sich jedoch stark entwickelt und hat den doppelten Gefäßbündelkreis nach der Peripherie gedrängt. Im Mark finden sich Schleimgänge.

Die Schleimgänge. Der Inhalt der Schleimgänge ist noch nicht erforscht worden. Im fixierten Zustande füllt der Schleim den Kanal ganz oder teilweise (Fig. 7, die sezernierenden Zellen sind nicht gezeichnet). In ausgetrockneten Präparaten wird von Alkannatinktur keine Harzreaktion hervorgerufen. Der Schleim wird von Chlorzinkjod gelbgefärbt, auch mit Jodjodkalium tritt Gelbfärbung ein. Es liegt also kein Zelluloseschleim vor. Nach der Fixierung mittels Bleiacetat wird der Schleim von Methylenblau intensiv blaugefärbt. Bei der Hinzufügung von Alkohol zum Querschnitt in Wasser zieht der Schleim sich zusammen; wird nun wieder Wasser zum Präparat gebracht, so dehnt der Schleim sich rasch aus und füllt den Kanal ganz auf. Wie beim von mir untersuchten Schleim von *Polyscias nodosa* (l. c.) handelt es sich auch hier um einen Pektinschleim.

Utrecht, Juni 1922.

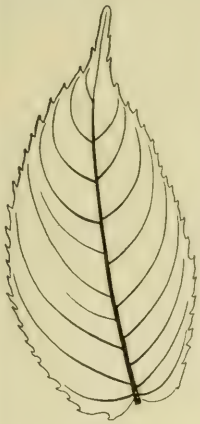


FIG. 1

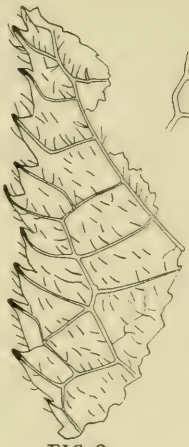


FIG. 2

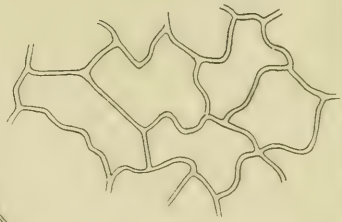


FIG. 3

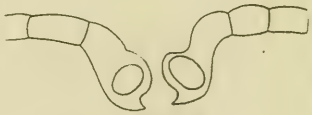


FIG. 4.

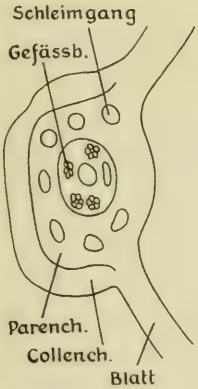


FIG. 5.

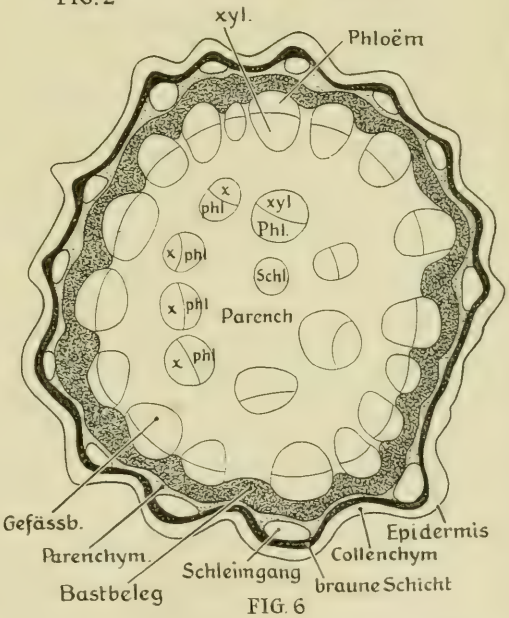


FIG. 6

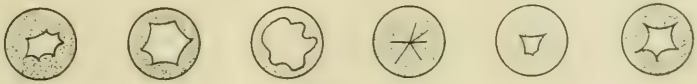


FIG. 7

Die Gattung *Coptosapelta* Korth.

von

Th. Valeton.

Bei der Bearbeitung der Rubiaceae von Neu-Guinea, bei welcher mir das ganze Rubiaceen-Material der Malayischen, Papuasischen und Südsee-Gebiete aus dem Berliner Herbarium, Museum Botanicum Berolinense, gefälligst zur Verfügung gestellt war, entdeckte ich daß die Gattung *Coptosapelta* Korth., von welcher bisher nur drei Arten beschrieben waren, auch in Neu-Guinea von einigen Arten vertreten ist, und daß auch aus Borneo, wo die Gattung zuerst entdeckt war, noch zwei unbeschriebene Arten seit längerer Zeit in den Herbarien vorliegen. Die ganze Zahl der mir vorliegenden Arten ist jetzt 10 oder 11, wozu dann vielleicht noch eine 12te Art gezählt werden muß, welche von Hooker in Ic. pl. p. 71 tab. 1089 (1867—71) erwähnt wird. als von Zollinger in Java gesammelt (Zoll. Iter secundus n. 3650).

Bekannt waren bis jetzt:

C. flavescens Korth.[1]! Borneo, Malayische Halbinsel und Birma, Sumatra, Java; *Stylocoryne tomentosa* Bl.! 1828 in Herb. L. B.; *Stylocoryne ovata* Miq.

C. Griffithii Hook. f.! Bis jetzt in Malacca, Singapore, Penang endemisch. Maingay 988! in H. L. B.

C. Hammi Val.! Endemisch auf Billiton, v. s. in Herb. Bog. et L. B. coll. Ham et Vordermann.

---

[1] Die Art wurde von Schumann irrtümlicher Weise *C. macrophylla* (Roxb.), K. Sch. benannt. (Nat. pfl. (1897). *Webera macrophylla* Roxb., welche hier gemeint ist, ist schon von Hooker (1882), 102, als eine echte *Webera* (= *Tarenna* Gaertn.! = *Stylocoryne* Wight!) erkannt. Wohl wurde die Art zuerst von Wallich entdeckt (Cat. 8592). aber irrtümlicher Weise als *W. macrophylla* Roxb.

C. olacifolia (Merr.). Elm.! Philippinen, Elmer 13355! in Herb. L.B.
In Neu-Guinea wurden 4 neue Arten entdeckt:

C. hameliaeblasta (Wernh.!) Val. nov. comb. *Tarenna hameliaeblasta* Wernh. in Wernham, Dr. H. Forbes's Neu-Guinea Rubiaceae, in Journ Bot. 56 (1918), p. 73, leg. Forbes, Korkoro ranges 900 m., No. 807! Woriwori No. 728!, v. s. in Herb. L. B. et in Herb. Kew.

C. fuscescens Val. Deutsch-Neu-Guinea.

C. maluensis Val. Deutsch-Neu-Guinea.

C. lutescens Val. Deutsch-Neu-Guinea.

C. Janowskii Val. Nord-Neu-Guinea (Holl.) Jabi-Gebirge. Geelvinkbaai, leg. Janowski.

Von Borneo liegen folgende Arten vor:

C. Beccarii Val., Borneo, leg. Beccari.

C. montana (Korth. msc.) Val., Borneo, Sakoembang-Gebirge 1000 M. (Z. O. Borneo, Landschaft Tanahlaut).

Dichotomischer Schlüssel zur Bestimmung der Arten.

A. Aufrechter Strauch. Blattstiel kurz. Blattspitze nicht verlängert, hart und spitz. Kronröhre 35—60 mm. lang, innen, wie der Schlund, unbehaart. Filamente sehr kurz, unbehaart. Anthere unbehaart. Terminale Cymae aufrecht, wenig-blütig. Samenflügel crenat, nicht ciliat: *(Lindeniopsis)*: *C. Hammii.*

B. Liane. Blattstiel mittelmäßig. Blatt in ein meist kurzes Acumen mehr oder weniger plötzlich zugespitzt. Kronröhre kürzer als 35 mm. Anthere an der Rückenseite mit langen anliegenden nach vorn gerichteten Haaren: *(Eucoptosapelta).*

---

bestimmt. Auch Griffith msc. K. D. 2278 (in Herb. L. B.) definierte sie als *Stylocoryne macrophylla. Webera macrophylla* kann also nicht als Synoym angeführt werden, weil der Name nur auf einer falschen Bestimmung beruht.

Dagegen sollte sie nach der heillosen in dem Wiener Kongresse angenommenen Regel *C. tomentosa* (Bl.) Val. heißen, weil Blume sie als erster (1825) unter dem Namen *Stylocoryne tomentosa* Bl. beschrieben und publiziert hat; es liegen davon zahlreiche Belegexemplare im Leydener Herbar vor. Ich überlasse diese Namenänderung einem späteren Bearbeiter.

a Axilläre und terminale gestielte Cymae und Corymbi und aus solchen zusammengesetzte Pannikel (Thyrsi).

a[1] Cymae armblütig, kurzgestielt, viel kleiner als die Tragblätter (höchstens 40 mm. lang, fruchtend nur 30 mm.). Terminale Corymbi oft ungestielt. B. 50—100 mm. lang, unbehaart, gewöhnlich 10 Seitennerven, Vorspitze sehr kurz. Schlund und Filamente kahl. Kronröhre fast so lang als die Lappen. Früchte 7 mm. lang und breit. Samen 1.5 mm. diam.: *C. olaciformis.*

b[1] Axilläre und terminale gestielte reichblütige verzweigte Corymbi und Cymae, große beblätterte Pannikel bildend.

a[2] B. 60—125 mm. lang, an der Unterseite ganz oder nur auf den Nerven mit langen anliegenden und krausen Haaren bekleidet; meistens 10 bis 8 Seitennerven; Vorspitze kurz aber deutlich abgesetzt. Schlund und Filamente kahl, Kronröhre fast so lang als die Lappen. Antherenbasis tief pfeilförmig gespalten. Früchte bis 10 mm. lang und breit, Samen etwa 5 mm. breit: *C. flavescens.*

b[2] Blattnerven jederseits der Mittelrippe, 2, 3 oder 4. Vorspitze deutlich. Vorderseite der Filamente mit langen weißen, nach unten gerichteten Haaren bekleidet, welche sich rippenähnlich in den oberen erweiterten Teil der Röhre fortsetzen, dieser zwischen den Rippen filzig.

a[3] Kronröhre so lang als oder wenig kürzer als die Lappen.

a[4] B. groß (bis 150×63), länglich, in eine kurze schwanzförmige Vorspitze verlängert, dicklederig mit 3 bis 5 schlingläufigen Seitennerven jederseits, unten kraus behaart, die jungen B. an der Oberseite anliegend behaart. Kronröhre auswendig wie die ganze Inflorescenz blaßgrau filzig: *C. Beccarii.*

b[4] B. elliptisch, kleiner als 110 mm., Unterseite nur auf den Hauptnerven behaart. Inflorescenz nicht blaßgrau-filzig.

a[5] Bl. klein. Röhre nur 7 mm. lang, Zipfel 5—6. B. sehr breit elliptisch, nach den Standorten variierend; die größeren 100 × 60. Blattfuß gerundet, Anfangswinkel der Seitennerven 45—75°; nie mehr als 3 Seitennerven jederseits, diese anliegend dünnfilzig behaart. Thyrsen langgestielt, niedergedrückt schirmförmig, Cymae lockerblütig und meist langgestielt:

C. maluensis.

b[5] Kronröhre 8.5, Zipfel 9 mm. lang. Blattfuß stumpf oder fast spitz. Anfangswinkel der Seitennerven 40° oder kleiner. Blattnerven sowie die Zweige und Inflorescenz bräunlich-filzig behaart, 3 bis 4 Seitennerven jederseits: *C. hamelioblasta.*

b[3] Kronröhre viel kürzer als die Lappen.

a[4] B. mit kurzer, stumpfer Vorspitze, 3—4 Seitennerven jederseits, unten ganz kraus behaart. Bl. ziemlich groß, auswendig wie die Infl. grau-filzig. Kronröhre 6 mm. lang und sehr breit, Lappen doppelt so lang als die Röhre. Infl. gedrängt. Bl. sehr kurz gestielt

C. Griffithii.

b[4] B. mit schmaler Träufelspitze, 2—4 Seitennerven jederseits, unbehaart. Kronröhre 4—5 mm., Lappen 7—8 mm. lang.

a[5] B. meist 60—80 mm. lang, meist 3—4 Blattnerven jederseits; Trockenfarbe rauchfarbig, Kronröhre 4, Zipfel 7 mm. lang:

C. fuscescens.

b⁵ B. meist 80—110 mm. lang, meist 2 Seitennerven jederseits; Trockenfarbe ockergelb, Kronröhre bis 5, Zipfel 8 mm. lang:

C. lutescens.

b Terminale Inflorescenz racemiform, lockerblütig. Bl. einzeln oder in einfachen 3—5-blütigen gestielten Cymen in den Achseln der laubblattähnlichen Tragblätter.

a¹ B. elliptisch oder eiförmig oder ei-lanzettlich zugespitzt, mit rundlichem oder spitzem Fuße. Kelch tief eingeschnitten mit dreieckigen, zugespitzten Lappen, Kelch und Infl. unbehaart (Bl.-Krone unbekannt):

C. montana.

b¹ B. ei-lanzettlich, lang schwanzförmig zugespitzt, B.-Fuß spitz, meist im ganzen 5 Seitennerven. Quervenen deutlich. Kelch der Bl. napfförmig, fast ganzrandig mit sehr kurzen scharfen Zähnen. Bl. verhältnismäßig groß mit langer Röhre und erweitertem Schlundteil:

C. Janowskii.

Beschreibung der neuen Arten und Combinationen.

Coptosapelta olaciformis (Merr.) Elm! n. comb. Leafl. V. (1912—13), 1856. *Randia olaciformis* Merr. in Phil. Journ. Sci. III 163, (1908); *Coptosapelta flavescens* Merr.! (non Korth.!) New or noteworthy Phil. plants, ibid. IV (1909) p. 323.

Descriptio nova.

Frutex alte scandens habitu *C. flavescentis.* Ramuli florentes subteretes, subtorti, cortice plumbeo nunc glaberrimo; novelli et inflorescentiae parce hirsuto-sericei. Folia modice petiolata elliptica vel elliptico-oblonga raro subovata, brevissime subacuminata apice acuta, basi rotundata vel cuneata. subcoriacea, (petiolo parce sericeo excepto) glaberrima, in sicco utrinque pallide flavescenti-viridia, rarius viridi-olivacea, nervis utrinque vulgo 5 supra impressis, infra prominentibus, haud oppositis arcuato-adscendentibus et poste-

rioribus anteriores amplectentibus, saepe postremo singulo debiliore a basi ipsa oriundo.

Stipulae parvae, trigonae basi tumidae. Cymae parvae in ramulis parvis foliosis axillares breviter pedunculatae, primo hirsutae, mox glaberrimae pauciflorae, foliis floralibus duplo breviores, in vertice ramuli in corymbos sessiles vel brevipedunculatos parvos (interdum polychasia) conflatae.

Flores nunc parvi (vidi specimen luzonense). Calyx circ. 3 mm. longus, suburceolatus 5-lobus, lobis oblongis vel ellipticis obtusis.

Corollae tubus 6.5 × 1.5 mm.; corollae lobi ad 9 mm. longi; faux glabra. Filamenta brevia glabra; antherae lanceolatae, tortae, 10 mm. longae, dorso parce pubescentes basi acuta brevissime bifidae.

Fide Merrill (in specimine originali e Mindanao): „Flores 15 mm. long. Calyx 4 mm., lobis 1.8, cor. tub. 7, lobi 10 mm. Stylus 10 mm. Stigma cylindricum 8 mm. longum."

Capsulae parvae, pedicellatae et sub pedicellis bracteatae, bracteolis hic inde instructae, calycis lobis ovato-oblongis obtusis coronatae, didymae, sub-globosae valde compressae et medio utrinque sulcatae, 7—8 mm. latae, 5 mm. (sine calyce) altae, 5 mm. crassae, apice loculicidae, Semina minuta, (matura 2 mm.), ciliato-alata.

Der Zweig ist etwa 400 mm. lang und 3 mm. dick, ein wenig contort, von einer glatten bleifarbenen Rinde bekleidet. Es sind zwei dicht beblätterte, Blüten tragende, fast senkrecht abstehende Seitenzweige vorhanden, etwa 100 mm. lang und beide wiederum verzweigt.

Die unteren B. sind 80 × 40 bis 98 × 46 mm. lang, Stiel bis 15 mm., die näher am Gipfel inserierten, welche alle Blüten tragen und längere Zeit zu persistieren scheinen, nur bis 55 × 30. Die Zahl der Seitennerven, welche ziemlich regelmäßig über den Mittelnerv verteilt sind, beträgt fast immer 9—10, selten bis zu 12; sie entspringen unter einem Winkel von 40—50 Grad.

Kapseln klein, wenn reif deutlich gerippt, senkrecht auf die Septa stark komprimiert, und am Gipfel in derselben Richtung spaltend, nachher spalten sich auch die Septa.

„Ein Schlingen bildender Baumkletterer: Stamm 50 mm. dick, unregelmäßig, schwer, stark verzweigt an dem Gipfel und hangende Massen bildend; Holz bitter, schmutzig weiß, geruchlos, weich; Rinde glatt, mattbraun, an den Zweigen grün. B. lederig, nach unten gerichtet und auf den oberen Flächen gekrümmt mit zurückgekrümmtem Apex; Inflorescenz an den längeren etwas niederhängenden Zweigen aufgerichtet. Blütenstiele und Kelch grün; die nach außen gekrümmten Kronblätter milchweiß; Kapsel grün." (Elmer!).

Philippinen, Mindanao, Province of Agusan in Mt. Urdaneta ad 700 m. Elmer n. 13355! Juli 1912 fructif.; (v. s. in H. L. B.); Mindanao, Lake Lanao, Camp Keithley, Mrs. Clemens. n. 1220, Sept. 1907, Typus der Art. (teste Elmer); San Antonio, Prov. of Laguna-Luzon M. Ramos 1910 (v. s. in Herb. Traj.) spec. No. 396. Philipp.!

Die Beschreibung wurde aufgemacht nach dem fruchttragenden zitierten Exemplar Elmers n. 13355, und was die Blüten angeht nach einzelnen losen Bl. an einem fruchttragenden Exemplar des von Merrill zitierten Luzon-specimen (n. 396 Bur. of Science), von *Coptosapelta flavescens* Merrill, non Korth. Hier zeigten sich die Abmessungen etwas kleiner als von Merrill angegeben, sonst aber erwies sich die Art durch das Fehlen der Behaarung an Schlund und Filamente als nächster Verwandter von *C. flavescens*, mit welcher sie jedoch n. m. A. mit Unrecht vereinigt wurde. Letztere unterscheidet sich schon bei der ersten Ansicht durch die viel größeren Abmessungen. Die größten Blätter sind dort bis 150 mm. lang, und außerdem von einer olivenbraunen Farbe, während dieselbe bei *C. olaciformis* gelbgraugrün bis olivengrün ist. Sehr auffallend ist der Unterschied der Inflorescenzen, in den Achseln, sowie seitlich an der Hauptachse, bei *C. flavescens* ziemlich langgestielt und reich verzweigt, bei *C. olaciformis* an den Achseln mit den Stielen nur 25—30 mm. lang und arm- (in unseren Expl. nur 3-) blütig und am Gipfel sehr kurz gestielt und gedrängt. Auch die Früchte haben bei ersterer die doppelte Größe. Und die hirsute Behaarung der Inflorescenzen und Blattstiele fehlt bei

C. olaciformis gänzlich. Sehr verschieden ist auch der Bau der Stipulae. Es muß jedoch erwähnt werden, daß in der originalen Beschreibung die Abmessung der Blüten sowie die Beschreibung der Stipulae besser mit der von *flavescens* stimmt als in der meinigen. Kommt *C. flavescens* auch auf den Philippinen vor?

Coptosapelta hameliaeblasta (Wernh.) Val. comb. nov. *Tarenna hameliaeblasta* Wernh. Journ. of Bot. 56 (1918) p. 73.

Frutex alte scandens habitu *C. flavescentis* Korth., ramis junioribus cum inflorescentiis et petiolis crispotomentosis. Folia elliptica vel ovato-oblonga, breviter acute subito acuminata basi obtusa vel subcuneata vel inaequali-rotundata, pergamacea, in sicco utrinque pallide viridi-olivacea supra nitidula, glabra subtus in nervis hirto-pilosa, nervis utrinque 3—4, inferioribus 2 proxime basi oriundis valde prorsum arcuatis, alternis hic inde sub-oppositis, supra depressis subtus valde prominentibus, dense subtiliter striulato-reticulata. Stipulae parvae ovatae puberulae. Corymbi brachiati terminales densiflori, et in axillis superioribus longe pedunculati, folia aequantes. Flores pedicellati calyce dense piloso lobis oblongo-ovatis liberis ovario subaequilongis. Corollae lobi tubum aequantes vel sublongiores, extus subglabri, tubus extus sericeo-puberulus, intus superne (fauce) pilis reversis longis albis intra stamina dense barbatus, inferne glaber. Filamenta antice dense pilis appressis villosa. Antherae basi breviter bilobae dorso longe sericeae pilis erecto-appressis, petalis paullum breviores, basi obtusae.

Capsula ignota. Die B. sind 30—110 mm. lang, 32—40—55 mm. breit. Die Zahl der starken oberseits niedergedrückten Seitennerven ist im ganzen meist 6—7, jederseits 3—4. Es kann aber ein schwacher Basalnerv, einer oder beiderseits hinzukommen und so die Zahl zu 8 steigen. Die Kelchlappen sind verhältnismäßig groß (2 mm.) und dicht behaart, wie der Eierstock. Die

Kronröhre ist 7.5—8.5 mm., die Zipfel 9×25 mm. lang. Die freien Teile der Staubfäden sind 4 mm. lang, die herablaufenden Schlundrippen 3 mm.

Südost-Neu-Guinea: Sogeri region (Britt.) Forbes 807! in m. Worowori 1490 m.; und 728!, Korkororanges 950 m., (1885—86).

Anm. Die Art hat in dem Habitus große Ähnlichkeit mit *C. flavescens* Korth. aus Borneo, Malaya und Java, weicht aber ab, indem der Blütenschlund und die Staubfäden dicht-lang-gebärtet sind, während sie bei *C. flavescens* nackt sind. Bei *C. flavescens* sind weiter die Blätter größer, die Kelchzipfel kleiner und unbehaart. Die Antheren mit 2 mm. langem pfeilförmigem Fuße. Die Trockenfarbe der B. ist grünlich-braun. Die Haare sind länger und spärlicher auf den Nerven. Die Stipeln sind größer, schmal dreieckig-lanzettlich, außen kahl, am Rande behaart.

Coptosapelta Beccarii Val. n. sp.

Ramuli novelli cum innovationibus et inflorescentiis dense pallide sericeo-tomentosi. Stipulae parvae late trigonae acuminatae, dorso sericeae. Folia elliptico-oblonga breviter acuminata, acutiuscula basi obtusa vel subrotundata, saepe obliqua, coriacea, in sicco sordide olivacea, juniora supra appresse pilosa subtus villoso-tomentosa, adulta supra nitidula, subtus pilis crispis pubescentia. Nervi laterales utrinque circiter 3, rarius 4, subtus prominentes, suberecti, prorsum curvati, venae reticulatae immersae. Inflorescentiae ad apicem ramuli axillares, foliis breviores, pedunculatae, densiflorae, brachiato-corymbosae, rachi iteratim trichotoma, ramis suberectis etiam trichotomis, ultimis vulgo trifloris, bracteis minutis trigonis sub ramificationibus. Flores brevi-pedicellati sub flore bracteolati. Ovarium ovoideum, calyx insignis cupularis ovario brevior, 5-partitus lobis late ovatis obtusiusculis tomentosis. Corollae tubus laciniis circ. aequilongus, validus sericeo-tomentosus, intus glaber, lineis dense setosis a filamentis in faucem ad medium tubi decurren-

tibus exceptis; lobi extus pilosi intus glabri, lineari-oblongi obtusi, antherae dorso longissime sericeo-pilosae, reflexae. Stigma fusiforme exsertum. Capsula deest.

Der Zweig besteht wie bei den anderen kletternden Arten aus langen fast runden Internodien. Die Blätter sind bis 165 mm. lang, 65 mm. breit, der Blattstiel bis 20 mm. lang, rund, oben gefurcht. Der untere aus dem vorletzten Blatte axilläre Pannikel ist, mit dem 30 mm. langen Stiel, 90 mm. lang und hat 4 Paar decussierter Seitenzweige. Die oberen beiden sind weniger reichblütig und ihre Tragblätter sind nicht ausgewachsen. Durch Reduktion der oberen Blätter werden vermutlich wie bei *C. flavescens* große terminale Pannikel gebildet. Der Kelch ist 1 mm. lang, der Eierstock 3 mm., die Kronröhre 10 mm. lang, 3 mm. breit, die Zipfel 13 mm. lang, 2 mm. breit; die Antheren sind 7 mm. lang.

Borneo ohne Fundort, Beccari n.2271 im Herb.mus.bot. Berol.

Die Art stimmt mit *C. flavescens* überein in den reichblütigen corymbösen Inflorescenzen und in der fast gleichen Länge von Kronröhre und Zipfel. Durch die größeren auswendig filzig behaarten Blüten und innen behaarte Blumenkrone, den weiten napfförmigen Kelch, die filzige Behaarung der jungen B. hat sie aber wieder viel größere Ähnlichkeit mit *C. Griffithii*. Der Kelchsaum ist etwa bis zur Mitte 5-spaltig, die Zipfel breit eiförmig stumpf und auswendig filzig und unterscheidet die Art also von beiden bekannten Arten. Ebenso die großen lederigen länglichen Blätter mit der kurzen linearen stumpfen Vorspitze.

Coptosapelta montana Korth. msc.

Alte scandens. Ramuli floriferi graciles elongati tetragoni appresse aureo-tomentosi. Stipulae minutae trigonae acutae appresse hirsutae fragiles. Folia brevi-petiolata ovata vel elliptica vel saepius lanceolata, sensim longiuscule acuminata vel subacuminata acuta, basi acuta obtusa rarius rotundata, pergamacea, subtriplinervia, supra glabra (basi excepta), subtus in costa et nervis

piloso-tomentosa et in axillis barbata. Nervi laterales utrinque 2—3, quorum saepe singulus debilis a basi ipsa procedens et proxime marginem (sicut in *C. flavescens*) procurrens, ceteri fortiores arcuato-erecti tenues, utrinque prominentes, venae densissime striato-reticulatae supra imprimis conspicuae, subtus oculo nudo inconspicuae.

Flores in axillis singuli pedunculati vel racemi clausi 2—5 flori, longepedunculati, et cymae 3—5 florae terminales. Pedunculi florum singulorum bracteolis circa medium 2 vel 4 parvis subulatis instructi, foliis duplo vel triplo breviores. Pedicelli elongati validi, calyx alte 5-fidus lobis trigonis subulato-acuminatis. Corolla etc. ignota.

Capsulae globosae vel ellipsoideae tomentosae demum glabrescentes, calycis lobis subulatis coronatae. Semina parva, ala regulariter laciniato-ciliata circumdata.

Die fruchttragenden Zweige sind 1—3 mm. dick und bestehen aus 40—50 mm. langen Internodien. Nebenblätter 2—3 mm. lang (mit den Haaren). Die Blätter variieren zwischen 65×38 und 70—45×25—28 mm., die Vorspitze variiert zwischen 8—14 mm. Der Blattstiel zwischen 5 und 8 mm. Die axillären und terminalen Trauben sind mit dem 30—35 mm. langen Hauptstiel 50—75 mm. lang. Die Blütenstiele etwa 20 mm. Bei den Einzelblüten sind die Stiele 15—30 mm. lang. Die Frucht ist aufgesprungen 12 mm. lang und 8 mm. breit, die Kelchzipfel etwa 1 mm. Die Samen haben mit dem Wimperflügel 2 mm. im Durchmesser.

Borneo auf dem Gipfel des Sakoembang, 1000 m. leg. Korthals! Anm. Das Original dieser Art, von Korthals benannt, aber noch unbearbeitet, befindet sich im Rijksherbar zu Leyden.

Durch die einfachen Inflorescenzen unterscheidet sich die Art von den bisher beschriebenen, während Habitus und Blattnervatur für die ganze Untergattung eigentümlich zu sein scheinen. Die zwischen ei-lanzettlich und breit-elliptisch variierenden acuminaten viel kleineren Blätter und die ganz unscheinbaren langhaarigen Stipeln unterscheiden die älteren Exemplare der Art augenblicklich von *C. flavescens*. Junge noch nicht blühende Exemplare

beider Arten können jedoch leicht verwechselt werden, weil bei diesen auch bei *C. flavescens* die B. lanzettlich und lang zugespitzt sind. Die Zahl der Blattnerven 4—5 bei *C. montana*, 6—9 bei *C. flavescens*, gibt hier aber ein sicheres Unterscheidungsmerkmal.

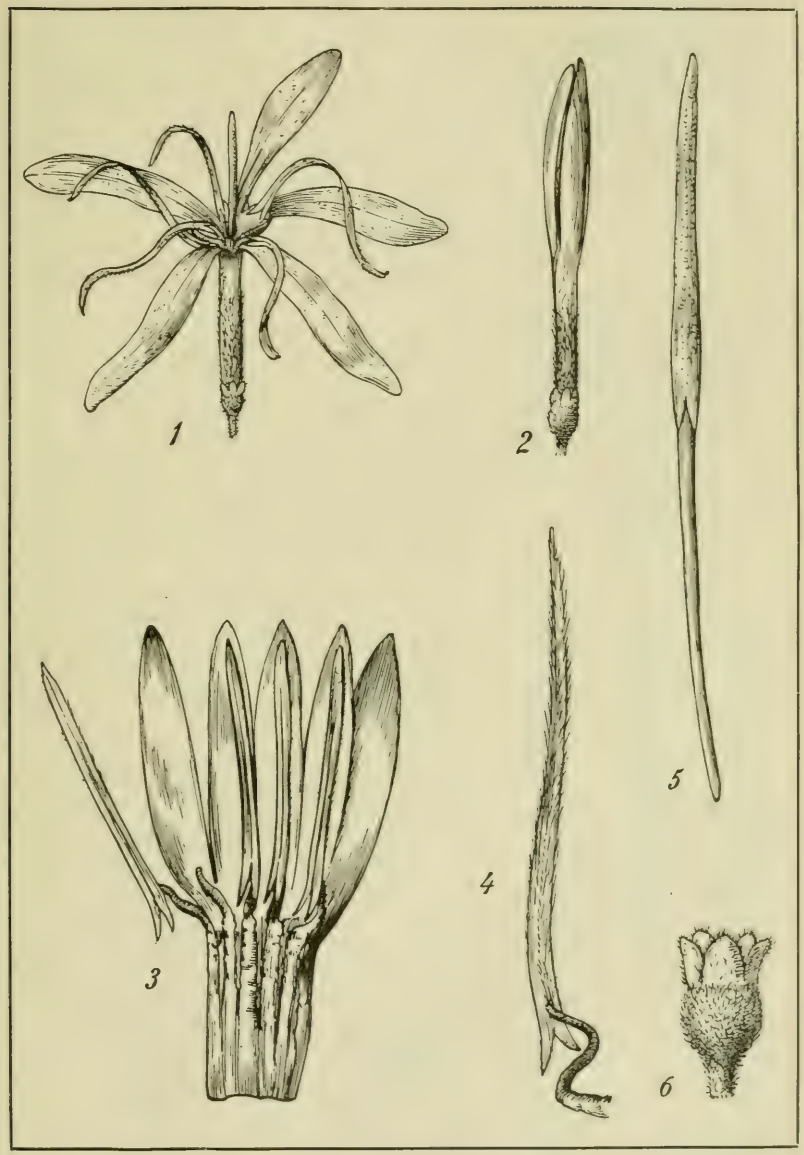
Auch die viel größeren obovaten unbehaarten Früchte und doppelt größeren Samen, die auf der Frucht persistierenden langen spitzen Kelchzähne sind wichtige Artmerkmale von *C. montana*. Die fast einfachen terminalen Trauben und axillären einfachen Cymen und Einzelblüten hat sie gemein mit einer seltenen, auf dem Jabigebirge (Geelvinkbaai) in Neu-Guinea von Janowski gesammelten Art. Letztere entfernt sich aber durch die Struktur des Kelches viel bedeutender von dem bisher beschriebenen Gattungstyp.

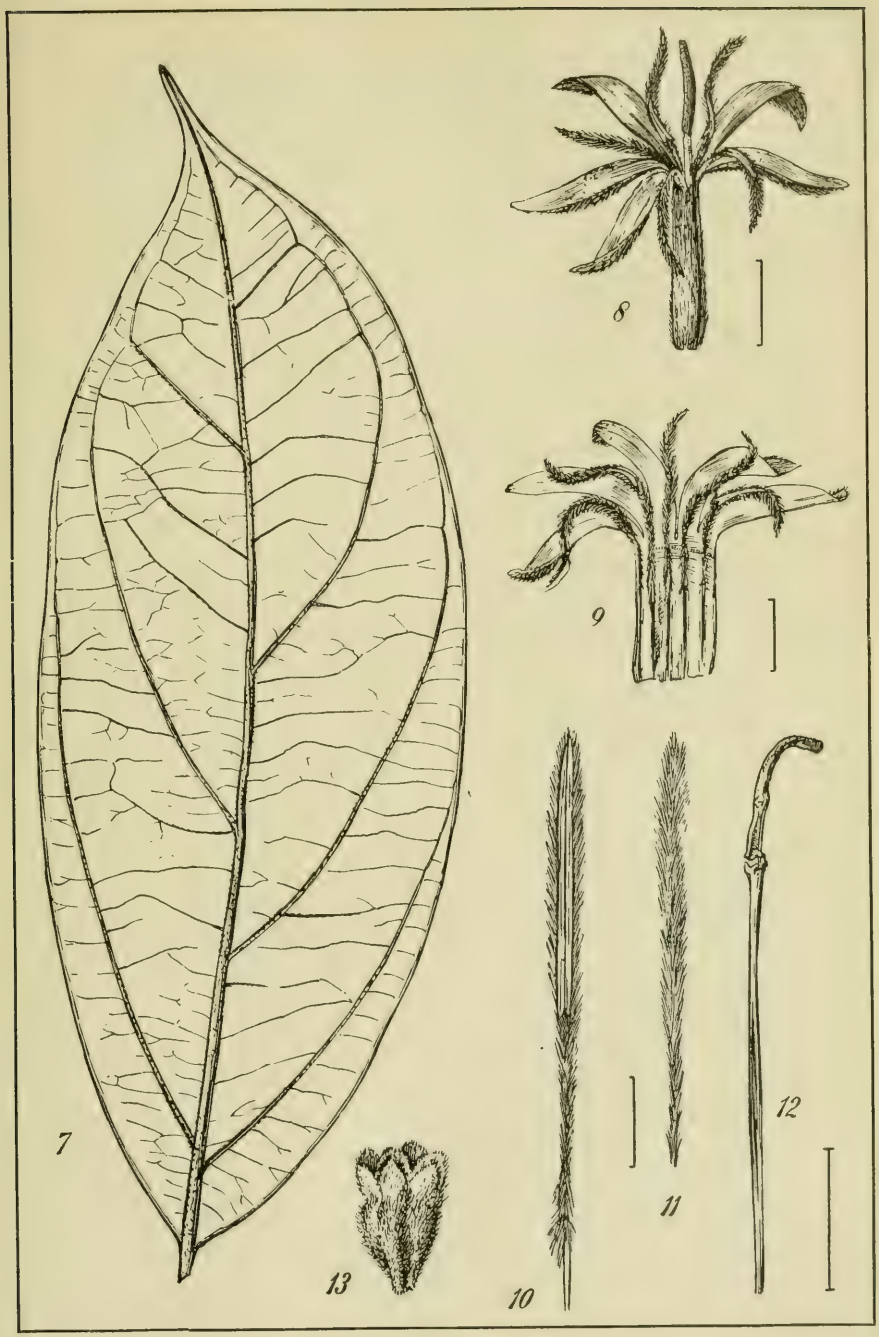
Erklärung der Tafeln X und XI.

Fig. 1—6: *Coptosapelta flavescens* Korth. — Fig. 7—13: *C. Beccarii* Val.

Fig. 1. Blüte 3× vergr. Fig. 2. Blütenknospe 3× vergr. Fig. 3. Blütenknospe ausgelegt. 4×. Fig. 4. Staubblatt, Rückenseite, 6×. Fig. 5. Stempel 6×. Fig. 6. Eierstock und Kelch. 7×.

Fig. 7. Blatt. Selbstabdruck mit Carbon Papier, Fig. 8. Blüte ohne dem Kelch, 2× vergr. Fig. 9. Corolla ausgelegt, 2×. Fig. 10 und 11. Staubblatt, vorn und hinten, 5×. In Fig. 10 ist die behaarte in die Röhre hinablaufende Riefe gezeichnet. Fig. 12. Stil und Narbe ($4^1/_2$×). Fig. 13. Kelch und Eierstock, 4×.


1
2
3
4
5
6


7
8
9
10
11
12
13

Fünf neue *Rumex*-Bastarde

von

B. H. Danser.

(Arbeit des botanischen Instituts der Universität Amsterdam.)

§ 1. RUMEX KLOOSII (DENTATUS × MARITIMUS)

Im Jahrgang 1921 des Nederlandsch Kruidkundig Archief (lit. 3, pag. 222) erwähnte ich, daß Herr A. W. Kloos in den Niederlanden bei Wormerveer einen adventiven *Rumex* gefunden hatte in den Jahren 1915 und 1916, welchen ich betrachte als zu einer der vielen Unterarten des *Rumex dentatus* Campderá gehörig. Ich teilte auch mit, daß ich aus diesen Pflanzen in den Jahren 1916, 1920 und 1921 Nachkommen kultiviert habe und daß ich 1921 im otanischen Garten zu Amsterdam eine Aussaat hatte von 8 Pflanzen, von welchen sich 2 als Bastarde herausstellten.

Auf diese zwei Bastardpflanzen will ich jetzt zurückkommen.

Genannte Aussaat von 8 Pflanzen hatte ich schon in sehr jungem Zustande ausgepflanzt und, da es mir nur darum zu tun war, keimfähige Samen zu erhalten, achtete ich nicht weiter auf die Pflanzen. Als ich einige Zeit später meine Pflanzen aufsuchte um zu sehen, wie es um die Fruchtbildung bestellt sei, bemerkte ich sofort die zwei abweichenden Pflanzen, die entstanden sein mußten durch Bestäubung von *Rumex dentatus* mit *Rumex maritimus*. Die Pflanzen von *Rumex dentatus*, welche die Samen geliefert hatten, aus welchen sich diese Bastarde entwickelt haben, waren 1920 aufgewachsen in der Nähe eines großen Beetes mit *Rumex maritimus* und es ist also nicht zweifelhaft, daß es diese Pflanzen waren, welche den *Rumex dentatus* zum Teil bestäubt hatten.

Die zwei Bastardpflanzen waren einander vollkommen ähnlich. Ich habe sie beide für mein Herbar getrocknet, wo sie unter Nummer 3991 liegen. Sie sind anscheinend völlig steril, denn ich habe keine einzige Frucht an ihnen entdecken können.

Untenstehend folgt die Diagnose des neuen Bastardes. Ich habe ihn benannt nach dem niederländischen Floristen Abraham Willem Kloos, wegen seines großen Verdienstes um die Erforschung der niederländischen Flora, insbesondere der adventiven Pflanzen und auch weil er die Pflanzen von *Rumex dentatus* gefunden hat, von welchen meine kultivierten Pflanzen und endlich auch die zwei hier genannten Bastardpflanzen abstammen.

RUMEX KLOOSII, hibrida *Rumicis dentati* et *maritimi.*

Planta annua est. Radices extra laete pureque rubrae, intra albidae vel paulo rubrae sunt.

Principio caulis unus adest, qui mox e pede ramos laterales caulem denique aequantes profert, ita ut planta multicaulis videtur. Hi rami parte inferiore iterum ramosi sunt. Rami omnes parte inferiore divergunt, ceterum simplices et erecti sunt et apice diu crescere pergunt, etiamsi parte maiore perigonia adulta ferunt. Denique tota plante primo visu composita videtur caulibus simplicibus numerosis, laxis, saepe procumbentibus. Caules et rami omnes leviter sulcati sunt.

Folia radicalia caulinaque inferiora oblongo-lanceolata, apice subobtusa, basi subito in pedem cuneiformem contracta sunt. Folia superiora gradatim ad formam lanceolatam transeunt, sed eorum basis plerumque conspicue cuneiformis est.

Petioli sursum gradatim decrescunt, sed etiam in foliis summis plerumque conspicui sunt.

Rami a pede usque ad apicem flores ferunt. Racemi parte inferiore interrupti sunt, parte superiore continui denseque cylindrici, semper usque ad apicem foliati.

Verticillastri multiflori et densi sunt, flores autem omnes steriles.

Pedicelli perigoniorum adultorum tenues sunt et prope basim articulationem paulo incrassatam ferunt; valvam longitudine saepe aequant, sed nonnunquam breviores sunt, saepe tamen longiores

et praecipue in floribus imperfectis saepe duplo longiores sunt quam valvae.

Valvae triangulares sunt, in perigoniis adultis circiter 3 millimetra longae, basi 2 millimetra latae, utrinque dentibus plerumque 3, nonnunquam 2 vel 4 ornatae. Hi dentes tenuiter subulati sunt, basi dilatati, valva aequilongi, saepe autem partim breviores vel longiores, et radiatim divergunt. Valvarum tertia pars apicalis integra est, apice acuta. Nervatura valvarum conspicua est et paulo elevata. Valvae omnes granulum oblonge-ovatum, $\frac{1}{2}$ vel $^3/_8$ valvae longitudinis attingens ferunt.

Fructus mihi adhuc ignotus est. Planta plane sterilis videtur.

Haec hibrida *Rumici dentato* similis est habitu, forma foliorum et magnitudine formaque valvarum, ideo cum nulla alia hibrida adhuc nota commutanda est. Differt tamen a *Rumice dentato* et originem e *Rumice maritimo* indicat radicibus laete rubris, racemis multo densioribus, verticillastris magis multifloris et valvarum dentibus multo longioribus.

Vide quoque tabulam XII.

§ 2. RUMEX DIDERICAE (MARITIMUS × OBOVATUS)

Im vorigen Paragraphen teilte ich mit, daß ich 1921 eine kleine Aussaat von *Rumex dentatus* gehabt hätte, um von dieser Art folgendes Jahr keimfähige Samen zu haben. Zu demselben Zwecke kultivierte ich auf demselben Beete eine kleine Aussaat von *Rumex obovatus*, welche Art ich gerade diesen Sommer publiziert hatte (lit. 2, p. 241, lit. 3, p. 217), nebst einer schönen Rasse von *Rumex maritimus*, von welcher ich jeden Sommer zum näheren Studium lebende Exemplare haben wollte. Diese drei Aussaaten standen auf einem kleinen Beete so nahe aneinander, daß die Zweige der Pflanzen der drei Arten durcheinander wuchsen.

Als ich zwischen den Pflanzen von *Rumex dentatus* die zwei im vorigen Paragraphen beschriebenen Bastardpflanzen entdeckte, kam ich auf den Gedanken, daß die drei Arten, die vor mir standen, einander auch gegenseitig bestäuben würden, und da es mich natürlich freuen würde, wenn ich von meinem *Rumex obovatus*

bald einige Bastarde kennen lernte, säte ich 1922 von dieser Art eine beträchtliche Menge Samen aus, die von genannten Pflanzen herstammten. Ich erhielt 175 Keimpflanzen, die ich alle zu kräftigen Rosetten aufwachsen ließ, und unter diesen erwiesen sich bald fünf Pflanzen als *maritimus*-Bastarde. Sie unterschieden sich durch viel schmalere, im unteren Teile krause Wurzelblätter, später auch durch den ganzen Habitus, der dem eines sehr groben *Rumex maritimus* ähnlich war. Außerdem waren die Pflanzen völlig steril. Als jedoch der herumstehende *Rumex obovatus* zu blühen anfing, entwickelten sich reichlich Perigone, von welchen die gut entwickelten intermediär waren zwischen denen der Stammarten. Als die Pflanzen älter wurden und an ihren Zweigen dichte Trauben von Perigonen trugen, begannen sich auch die sekundären Bastardmerkmale zu zeigen, die eine Folge der Sterilität sind. Aus den untersten Knoten der Stengel entwickelten sich Bündel von aufstehenden Zweigen und die älteren Zweige wuchsen weiter. Hierdurch ging der ursprüngliche Habitus und die Ähnlichkeit mit den Stammeltern zum Teile verloren; es zeigte sich jedoch eine größere Ähnlichkeit mit den Bastarden, die ich im vorigen und im folgenden Paragraphen beschrieben habe.

Hier folgt die Diagnose dieses Bastardes. Ich habe ihn benannt nach meiner geliebten Gattin Dirkje Bouma (lat.: Diderica), meiner treuen Helferin bei der Versorgung meines Herbars und beim Kultivieren der *Rumices*.

RUMEX DIDERICAE, hibrida *Rumicis obovati* et *maritimi*.

Planta annua est. Radices extra sordide rubrae, intra laete pulchreque rubellae sunt.

Caulis centralis basi mox valde ramosus est, ramis iterum ramosis, ita ut planta habitum *Rumicis maritimi* valde robusti ostendit. Cum racemi apice semper crescere pergunt et rami e nodis infimis denique ramos novos erectos proferunt, habitus totius plantae irregularis et neglecta fit. Caules et rami omnes sulcati sunt, apicem versus laxi.

Folia radicalia obovato-oblonga sunt, apice obtusa vel rotundata, basi leviter cordata vel rotundata vel paulo cuneata, parte apicali

margine fere plana, parte basali margine crispa. Folia caulina sursum gradatim angustiora fiunt, margine minus crispa, inferiora late obovato-oblonga, sequentia obovato-lanceolata, maxima latitudine supra medium, superiora (verticillastros fulcientia) exacte lanceolata, in medio latissima, margine plana.

Petioli foliorum radicalium lamina paulo longiores sunt, foliorum caulinorum gradatim breviores; folia parva racemorum fere sessilia sunt. Foliorum longissimorum lamina circa 12 centimetra longa est.

Rami a pede usque ad apicem flores ferunt. Racemi parte inferiore interrupti sunt, parte superiore continui denseque cylindrici, semper usque ad apicem foliati. Verticillastri multiflori et densi sunt, flores autem fere omnes steriles.

Pedicelli perigoniorum adultorum tenues sunt, prope basim articulationem incrassatum ferunt, valvam longitudine saepe aequant, sed plerumque breviores sunt; pedicelli perigoniorum semi evolutorum valvis saepe conspicue longiores sunt.

Valvae triangulares sunt, in perigoniis adultis circiter 4 millimetra longae, basi 2 vel $2^1/_2$ millimetra latae, utrinque dentibus plerumque 3, nonnunquam 2 vel 4, ornatae. Hi dentes tenuiter subulati sunt, valva aequilongi vel paulo breviores, et radiatim divergunt. Valvarum dimidia pars apicalis integra est, apice acuta. Nervatura valvarum conspicue elevata est. Valvae omnes granulum oblongo-ovatum, $^3/_5$ vel $^2/_3$ valvae longitudinis attingens, superficie subleve vel paulo iniquum ferunt.

Fructus mihi ignotus est; haec hibrida omnino sterilis est. Etiam pollen sub microscopio fere omnino sterile videtur, granula fere omnia vida sunt.

Haec hibrida praecedenti valde similis est; ab ea differt ramis magis patentibus, habitu haud ad *Rumicem dentatum* sed magis ad *Rumicem maritimum* accedente, foliis magis ad formam obovatam vergentibus paulo crispis, perigoniis maioribus granulisque valvarum paulo iniquis. Ceterum cum nulla alia hibrida vel specie mihi nota commutanda est.

Vide quoque tabulam XIII.

§ 3. RUMEX THELLUNGII (DENTATUS × OBOVATUS)

In der Aussaat von *Rumex obovatus*, welche ich im vorigen Paragraphen erwähnte, zeigten sich nicht nur 5 *maritimus*-Bastarde, sondern auch 5 *dentatus*-Bastarde. Letztere waren im Rosettenstadium nicht von *Rumex obovatus* zu unterscheiden; als sie jedoch Stengel trieben, waren diese viel dünner als die von *Rumex obovatus*. Alle Blattachseln, auch die allerunterstenen, trugen Blüten, wie bei *Rumex dentatus*. Bald stellten sich die Pflanzen als steril heraus. Als die Zweige länger wurden und lange, lockere Trauben von Perigonen entwickelten, war fast keine Ähnlichkeit mit *Rumex obovatus* mehr zu erblicken. Die gut entwickelten Perigone waren jedoch sehr schön intermediär zwischen denen der Stammarten.

Hier folgt die Diagnose dieses neuen Bastardes. Ich habe ihn benannt nach dem schweizerischen Botaniker Prof. Dr. A. Thellung, wegen seines großen Verdienstes um die Erforschung der adventiven Flora, nicht am wenigsten der holländischen, und wegen der Mühe, die er sich gegeben hat für die Bestimmung und das weitere Studium der beiden adventiven Arten, aus welchen dieser Bastard hervorgegangen ist.

RUMEX THELLUNGII, hibrida *Rumicis dentati* et *obovati*.

Planta annua est.

Caulis centrali basi mox valde ramosus est, ramis iterum ramosis, ramis omnibus basi patentibus, ceterum erectis, in racemum longissimum simplicem exeuntibus. Ita habitus ad eum *Rumicis dentati* accedit, sed denique racemi apice crescere pergunt et e caulium nodis infimis rami simplices erecti proferuntur, ita ut planta e caulibus simplicibus laxis, saepe procumbentibus composita videtur. Caules et rami omnes leviter sulcati sunt.

Folia radicalia paulo carnosa sunt, obovata, apice rotundata, basi leviter cordata, margine plana, ab eis *Rumicis obovati* non distinguenda. Folia caulina inferiora apice magis acuta, basi minus cordata, ceterum ut radicalia sunt. Folia superiora gradatim ad formam ellipticam accedunt, summa oblonga vel oblongo-lanceolata, apice basique acuta sunt.

Petioli foliorum radicalium lamina subaequilongi sunt, caulinorum gradatim breviores. Folia racemorum brevissime petiolata sunt.

Rami a pede usque ad apicem flores ferunt. Racemi omnino interrupti sunt vel hinc inde apice fere continui, semper usque ad apicem foliati.

Verticillastri multiflori sunt, non valde densi, floribus paulo deflexis, ideo supra applanati.

Pedicelli perigoniorum adultorum subcrassi sunt, prope basim articulationem incrassatam ferunt, valvarum longitudinem nunquam attingunt, valvis plerumque $\frac{1}{2}$ vel $\frac{1}{3}$ breviores sunt.

Valvae perigoniorum adultorum ovato-triangulares sunt, circa 5 vel 4 millimetra longae, basi 3 vel $3\frac{1}{2}$ millimetra latae, basi utrinque dentibus plerumque 4, nonnunquam 3 vel 5 ornatae. Hi dentes subulati sunt, basi dilatati, valvarum latitudine breviores, dimidia latitudine autem longiores. Valvarum tertia pars apicalis integra est, apice acuta vel paulo obtusa. Nervatura valvarum valde elevata est. Valvae omnes granulum ovatum vel ovato-oblongum, superficie iniquum, spumosum vel irregulare ferunt, quorum anterius maius $^3/_5$ vel $^2/_3$ valvae longitudinis attingit.

Fructus circa $2\frac{1}{2}$ vel 3 millimetra longus, circa $1\frac{3}{4}$ millimetra latus est, paulo sub medio latissimus.

Planta nondum caulescens *Rumici obovato* omnino similis est. Post caulescentiam *Rumici dentato* habitu magis similis fit, sed semper ab hac specie distinguenda est et originem e *Rumice obovato* indicat foliis racemorum latioribus, valvis maioribus et latioribus, valvarum nervatura magis elevata et valvarum granulis spumosis. Minus sterilis est quam hibridae praecedentes. Hinc inde perigonia fructifera perfecte evoluta inveniuntur. Pollen tamen sub microscopio fere omnino sterile videtur, granula fere omnia vida sunt.

Vide quoque tabulam XIV.

§ 4. RUMEX HAGENSIS (PATIENTIA × PULCHER)

Als ich am 10. Juli 1921 den Garten des Herrn J. Th. Henrard im Haag besuchte, musterte ich an erster Stelle die Überreste der vielen *Rumices*, die Herr Henrard dort früher gepflanzt hatte, als er sich noch mehr speziell mit diesen Pflanzen befaßte. Viele Arten, die früher anwesend waren, waren verschwunden, von anderen Arten waren nur noch einzelne ärmliche Stengel übrig. Zwei Arten jedoch hatten sich behauptet, nämlich *Rumex Patientia orientalis* und *Rumex pulcher divaricatus*. Beide hatte Henrard vor Jahren vom Ruderalplatz an der Linge bei Gorinchem mitgebracht und in seinem Garten im Haag gepflanzt. *Rumex Patientia orientalis* ist vielleicht eine Unterart des *Rumex Patientia* aus Südosteuropa (lit. 3, pag. 173), *Rumex pulcher divaricatus* wahrscheinlich eine Unterart des *Rumex pulcher* aus Südeuropa.

Meine Freude war groß, als ich zwischen den Pflanzen von *Rumex Patientia* eine Pflanze entdeckte, die auf den ersten Anblick dem herumstehenden *Rumex Patientia* ähnlich war, die aber durch die Sterilität sich als Bastard erwies, und bei näherer Betrachtung durch allerlei weitere Merkmale abwich, wodurch sie ihre Abstammung von *Rumex pulcher* verriet. Die Pflanze hatte, als ich sie entdeckte, eine unverästelte Pfahlwurzel, sie blühte also zum ersten Male.

Herr Henrard hat mir die ganze Pflanze geschenkt. Der Stengel befindet sich in meinem Herbar unter Nummer 3994. Die Wurzel habe ich im Botanischen Garten in Amsterdam gepflanzt und schon im selben Jahre haben sich aus ihr viele Wurzelblätter entwickelt (Nummer 3995). Im Frühjahr 1922 trieb die Pflanze schon bald neue Blätter und bildete mehrere hohe Stengel. Hierdurch war die Ähnlichkeit mit *Rumex Patientia* nicht mehr so groß und ähnelte die Pflanze mehr einem *Rumex acutus*. Als die Pflanze blühte, war an der blaugrünen Farbe und der eigentümlichen Wellung der Blätter die Herkunft von *Rumex Patientia*, wie sie im Garten des Herrn Henrard wächst, deutlich zu erkennen. Diese Merkmale sind unbedeutend; sie erbrachten mir jedoch den Beweis, daß ich

mich in der Abstammung des Bastardes nicht geirrt hatte. Bald zeigten sich aber an einigen kleinen Stengeln die ersten Erscheinungen der verhängnisvollen *Rumex*-Krankheit, deren Ursache ich nicht kenne und welche schon so viele Pflanzen meiner Kulturen getötet hat. Die kleinen Stengel wurden schlaff, die Blätter wurden schmaler, glätter und am Rande gelblich, die Blütenknospen entwickelten sich nicht weiter. Als die größten Stengel schon halbentwickelte Perigone trugen, verbreitete sich die Krankheit über die ganze Pflanze. An einem kalten Tage war sie plötzlich dunkelrot überlaufen. Die Perigone entwickelten sich nicht weiter und die Blätter fingen an zu verdorren. Da solche kranken Pflanzen zwar nicht bald sterben, niemals aber gesunde Stengel treiben, habe ich die besten Zweige für mein Herbar getrocknet (Nummer 4052) und die Pflanze ausgegraben und weggeworfen.

Merkwürdig ist, daß dieser Bastard gar nicht an *Rumex pulcher* erinnert. Daß jedoch diese Art Anteil hat an der Bildung, zeigen die eigentümlichen Perigone. Die Blätter erinnern durch ihre Größe ebenfalls nicht an *Rumex pulcher*, sondern an *Rumex obtusifolius*.

Ich habe diesen Bastard benannt nach der Stadt, wo er entstanden ist (lat.: Haga Comitis). Die Diagnose ist folgende:

RUMEX HAGENSIS, hibrida *Rumicis Patientiae* et *Rumicis pulchri*.

Radix perennis est.

Caules robusti sunt et elati, metrum alti vel paulo altiores, et paniculam pulchram ob sterilitatem tamen apertissimam ferunt. Rami paniculae basi paulo patent, apice erecti sunt, in paniculae parte inferiore terni in quoque nodo, in parte superiore singuli.

Folia radicalia plus quam pedem longa sunt, circuitu oblonge ovata, basi profundissime cordata, apice acuta, margine plana vel undulata. Eorum petioli lamina paulo longiores sunt. Folia caulina apicem versus gradatim brevius petiolata, angustiora, acutiora et minus cordata fiunt. Folia caulina inferiora basi profunde cordata sunt, media basi rotundata, summa lanceolata basi cuneata,

fere sessilia. Caules usque ad ramum summum, rami autem in parte inferiore tantum foliati sunt.

Verticillastri maxima parte remoti sunt, summi tantum conferti. Flores maxima parte steriles sunt, statuque imperfecto decidunt, nonnulli autem omnino evolvuntur. Horum pedicelli graciles valvis subaequilongi sunt vel paulo longiores. Valvae magnae sunt, orbiculares, basi cordatae, margine irregulariter sed valde dentatae, utrinque dentibus saepe 8 vel 10 triangularibus vel subulatis, dimidia valvae latitudine brevioribus ornatae, in apicem deltoideum obtusum integerrimum productae, circa 8 millim. longae et latae, nervatura pulchra distincta, paulo elevata. In valva anteriore granulum leve breviter ovatum, circa 2½ millim. longum invenitur, in valvis lateralibus granulum nullum vel nervus medianus basi paulo incrassatus.

Fructus circa 3½ millim. longus est, circa 2 millim. latus.

Differt a *Rumice Patientia*, cui habitu similis est, foliis profundius cordatis, ramis magis foliatis, verticillastris minus confertis, praecipue tamen valvis profunde multidentatis distinctiusque nervatis. Hae notae originem e Rumice pulchro indicant.

A *Rumice pulchro* habitu et magnitudine omnium partium valde differt.

Valde similis est *Rumici acuto*; ob formam tamen perigoniorum bene evolutorum una cum foliis multo latioribus origo e *Rumice crispo* et *Rumice obtusifolio* impossibilis est.

Maxime similis est hibridae *Rumicis Patientiae* et *obtusifolii*. Ab ea vix distinguenda est ramis paniculae magis foliatis, pedicellis brevioribus, dentibus valvarum magis irregularibus longioribusque et nervatura magis elevata.

Vide quoque tabulam XV.

§ 5. RUMEX UPSALIENSIS (DUMOSUS × ?)

Im Frühjahr 1920 erhielt ich Samen unter dem Namen *Rumex flexuosus* aus den botanischen Gärten von Kopenhagen, Bremen und Upsala. Die drei Aussaaten, die ich aus diesen Samen erhielt, waren einander so vollkommen ähnlich, daß ich vermute, daß

sie gemeinschaftlicher Herkunft waren. Die Pflanzen waren so fremdartig und waren allen anderen mir bekannten *Rumex*-Arten so unähnlich, daß ich mit der größten Verwunderung ihre Entwicklung beobachtet habe.

Es hat sich jedoch erwiesen, daß der Name *Rumex flexuosus* wahrscheinlich nicht richtig ist und es kommt mir vor, daß die Pflanzen *Rumex dumosus* heißen sollen. Hierzu kam ich in folgender Weise. Dem Index Kewensis zufolge ist *Rumex flexuosus* synonym mit *Rumex Cunninghami* Meisner. Als ich nun die authentische Diagnose dieser Art im Prodromus von De Candolle aufschlug (lit. 1, pag. 62), erwies es sich, daß die Beschreibung von *Rumex Cunninghami* viel weniger zu meinen Pflanzen paßte als die folgende von *Rumex dumosus* Cunningham, welche letztere die Merkmale meiner Pflanzen sehr gut wiedergibt.

Da die Bestimmung mir noch nicht ganz sicher vorkommt und es mit Hinsicht auf den zu beschreibenden Bastard nützlich ist, daß ich feststelle, welche Pflanze ich meine, gebe ich hier von der in Rede stehenden Art die folgende Beschreibung.

Die Pflanze ist perennierend, blüht und fruktifiziert jedoch schon im ersten Jahre ihrer Entwicklung. Aus dem Samen entwickelt sich bald eine kleine Rosette von schmallanzettlichen Blättern. Diese Blätter sind nicht groß, meistens nicht länger als 10 cm., spitz, am Stiel ungefähr abgestutzt, am Rande fein gekräuselt, meistens an der Basis zu zwei kurzen, stumpfen Ohren erweitert. Die Nervatur ist auffallend eigentümlich netzadrig. Bald entwickelt sich aus dieser kleinen Rosette ein dünner gefurchter Stengel, jedoch schon vor der Blüte entwickeln sich aus dem unteren Stengelteil gleichfalls dünne Seitenstengel. Diese vielen Seitenstengel wachsen in verschiedenen Richtungen, die unteren wagerecht, die oberen ein wenig schräg empor. Der Hauptstengel wächst auch nur kurze Zeit empor, biegt sich dann seitwärts um und wächst ungefähr wagerecht weiter. Die Seitenstengel verästeln sich in ihrem unteren Teil noch einmal und bald bilden sich so viele Stengel, die ohne bestimmte Richtung weiter wachsen, daß sie sich bald zu einer unentwirrbaren Masse verschlingen.

Indessen haben die Stengel zu blühen und Früchte zu entwickeln angefangen. Die Wurzelblätter sind dann schon gestorben und von der Beblätterung ist nichts übrig als bei jedem Scheinwirtel ein schmallanzettliches, mehr oder weniger gekräuseltes Blättchen von einigen Zentimetern Länge. Die Stengel sind am Rande nur noch einige Millimeter dick, an den Knoten hin und her geknickt, die Glieder im unteren Teil 5—10 cm., im oberen Teil 1—2 cm. lang. Die Scheinwirtel sind klein und alle von einander entfernt. Sie tragen selten mehr als 10 Blüten, meistens weniger. Wenn die Stengel schon über den größten Teil ihrer Länge Früchte tragen, wachsen sie an ihrer Spitze weiter. Endlich ist die Pflanze nichts anderes als ein Knäuel durcheinander gewirrter, hin und her geknickter Stengel, mit einem schmalen Blättchen und einer kleinen Anzahl Blüten oder fruchttragenden Perigonen an jedem Knoten.

Auch das Perigon weicht vom gewöhnlichen ab. Die Stiele sind ziemlich dick, etwa ebenso lang wie das Perigon selbst, bei einem kleinen Teil der Blüten ein wenig länger oder kürzer. In der Nähe der Stelle, wo sie am Stengel befestigt sind, zeigen sie eine Gliederung, und an dieser Gliederung sind sie nach unten geknickt. Die Klappen sind rhombisch bis dreieckig, an der Spitze zugespitzt, an der Basis abgestutzt bis kurz keilförmig, 2½—3 mm. lang, an beiden Seiten meistens mit 2, selten 1 oder 3 dreieckigen zugespitzten Zähnen, die nicht länger sind als die halbe Breite der Klappe. Die Nervatur ist dick und erhaben, aber der Mittelnerv ist nicht zu einer Schwiele verdickt. Die Frucht ist ungefähr 1½ mm. lang und 1 mm. breit. (Vgl. Taf. XVI, Fig. 3.)

Zu allen diesen Eigentümlichkeiten kommt noch, daß die ganze Pflanze nicht grün, sondern schön bronzefarbig ist.

Zwischen den Pflanzen, die ich kultivierte aus den Samen des Botanischen Gartens zu Upsala, wuchs eine Pflanze auf, die stark von den anderen abwich und die sich durch das viel normalere Äußere und die Sterilität als Bastard erwies. Sie zeigte jedoch so viele Merkmale, die an *Rumex dumosus* erinnerten, daß Unreinheit des Samens nicht die Ursache ihrer Anwesenheit sein konnte. Diese Bastardpflanze hat 1920 und 1921 geblüht, jedoch kein ein-

ziges Perigon hat sich so weit entwickelt, daß ich habe feststellen können, welches die andere Stammart ist. Zweige dieser Pflanzen befinden sich in meinem Herbar unter den Nummern 3992 und 3993.

Im Frühjahr 1922 entdeckte ich im Botanischen Garten zu Amsterdam, unweit der Stelle, wo ich 1920 *Rumex dumosus* kultiviert hatte, vier junge *Rumex*-Pflanzen, die genannter Bastardpflanze sehr ähnlich waren. Gewiß sind auch diese vier Pflanzen *dumosus*-Bastarde. Drei von diesen Pflanzen haben 1922 geblüht, jedoch auch diesmal hat sich kein einziges Perigon so weit entwickelt, daß ich etwas betreffs der zweiten Stammart habe feststellen können. Ich habe darum auch nicht die Gewißheit, daß die 5 genannten Bastardpflanzen aus denselben Arten entstanden sind. Die letzteren vier Pflanzen vom Jahre 1922 standen an einer Stelle, wo 1920 ein großes Beet mit *Rumex salicifolius* war. Die Eigenschaften der Pflanzen lassen es nicht unmöglich erscheinen, daß die zweite Stammart *Rumex salicifolius* ist.

In jedem Falle haben wir es hier mit neuen und sehr seltenen Kombinationen zu tun. Ich will hier die erste Pflanze, die ich aus Upsala erhielt, beschreiben, und ich benenne sie nach der Stadt, wo sie entstanden ist. Die anderen Pflanzen will ich vorläufig unter demselben Namen in meinem Herbar aufbewahren (unter den Nummern 4048, 4049, 4115), obgleich ich nicht von ihrer Identität überzeugt bin.

RUMEX UPSALIENSIS, hibrida *Rumicis dumosi.* Alia species parens mihi ignota est.

Radix perennis est et caules plurimos profert. Caules pedales e basi prostrata adscendent, tenues et striati vel leviter sulcati sunt et paniculam parvam apertissimam ferunt. Rami fere simplices patent; tenues et maxima parte foliati sunt. Post anthesin caules e nodis infimis ramos novos proferunt.

Folia basalia lanceolata sunt, margine crispulata, apice acuta, basi rotundata vel breviter cuneata, supra basim nonnunquam paulo dilatata. Folia superiora gradatim minora sunt, pro latitudine angustiora, margine minus crispa; folia summa angustissime lanceolata et plana sunt.

Verticillastri omnes remoti sunt et paucos (raro plures quam 10) flores ferunt.

Pedicelli deflexi, inconspicue articulati, subgraciles et perigonio semiperfecto aequilongi vel duplo longiores sunt.

Flores omnes steriles, partim tamen semievoluti. Horum sepala exteriora linearia sunt, 2 millimetra longa; sepala interiora anguste triangularia vel anguste rhomboidea vel lingulata sunt, ad 3 millim. longa, basi circiter millim. 1½ lata, utrinque nonnunquam dente singulo brevi ornata.

Folia juventute fusca sunt, postea viridia.

Vide quoque tabulam XVI.

Zitierte Literatur.

1. A. de Candolle, Prodromus systematis universalis regni vegetabilis, XIV (1856).

2. B. H. Danser, Bijdrage tot de kennis van eenige Polygonaceae. Nederlandsch Kruidkundig Archief 1920, pag. 208 (1921).

3. B. H. Danser, Bijdrage tot de kennis der Nederlandsche Rumices. Nederlandsch Kruidkundig Archief 1921, pag. 167 (1922).

Erklärung der Tafeln.

Taf. XII, *Rumex Kloosii* und seine Eltern, nach Herbarpflanzen.

1, *Rumex Kloosii;* verästelter Zweig mit blühenden und weiter entwickelten Blüten, auf $^1/_3$ der natürlichen Größe.

2, *Rumex Kloosii;* völlig entwickeltes Perigon, auf $^{10}/_3$ der natürlichen Größe.

3, *Rumex maritimus;* völlig entwickeltes, fruchttragendes Perigon, auf $^{10}/_3$ der natürlichen Größe.

4, *Rumex dentatus;* völlig entwickeltes, fruchttragendes Perigon, auf $^{10}/_3$ der natürlichen Größe.

Taf. XIII, *Rumex Didericae*, nach Herbarpflanzen.

1, Verästelter Zweig mit völlig entwickelten Perigonen, auf $^1/_3$ der natürlichen Größe.

2, Untere Partie einer jungen Pflanze mit Wurzelblättern und unteren Seitenstengeln, auf $^1/_3$ der natürlichen Größe.

3, Völlig entwickeltes Perigon, auf $^{10}/_3$ der natürlichen Größe.

Taf. XIV, *Rumex Thellungii*, nach Herbarpflanzen.

1, Verästelter, blühender Zweig, auf $^1/_3$ der natürlichen Größe.

2, Zweig mit blühenden und weiter entwickelten Blüten, auf $^1/_3$ der natürlichen Größe.

3, Völlig entwickeltes, fruchttragendes Perigon, auf $^{10}/_3$ der natürlichen Größe.

Taf. XV, *Rumex hagensis*, nach Herbarpflanzen.

1, Mittleres Stück eines reifen Blütenstandes, mit hier und da völlig entwickelten, fruchttragenden Perigonen und nur noch einem Teil der sterilen Perigonen, auf $^1/_3$ der natürlichen Größe.

2, Zweiglein eines weniger weit entwickelten Blütenstandes, mit vielen sterilen Perigonen, auf $^1/_3$ der natürlichen Größe.

3, Wurzelblatt, auf $^1/_3$ der natürlichen Größe.

4, Völlig entwickeltes, fruchttragendes Perigon, auf $^{10}/_3$ der natürlichen Größe.

Taf. XVI, *Rumex upsaliensis* und *Rumex dumosus*, nach Herbarpflanzen.

1, *Rumex upsaliensis;* Stengel mit ausgeblühtem, sterilem Blütenstand, auf $^1/_3$ der natürlichen Größe.

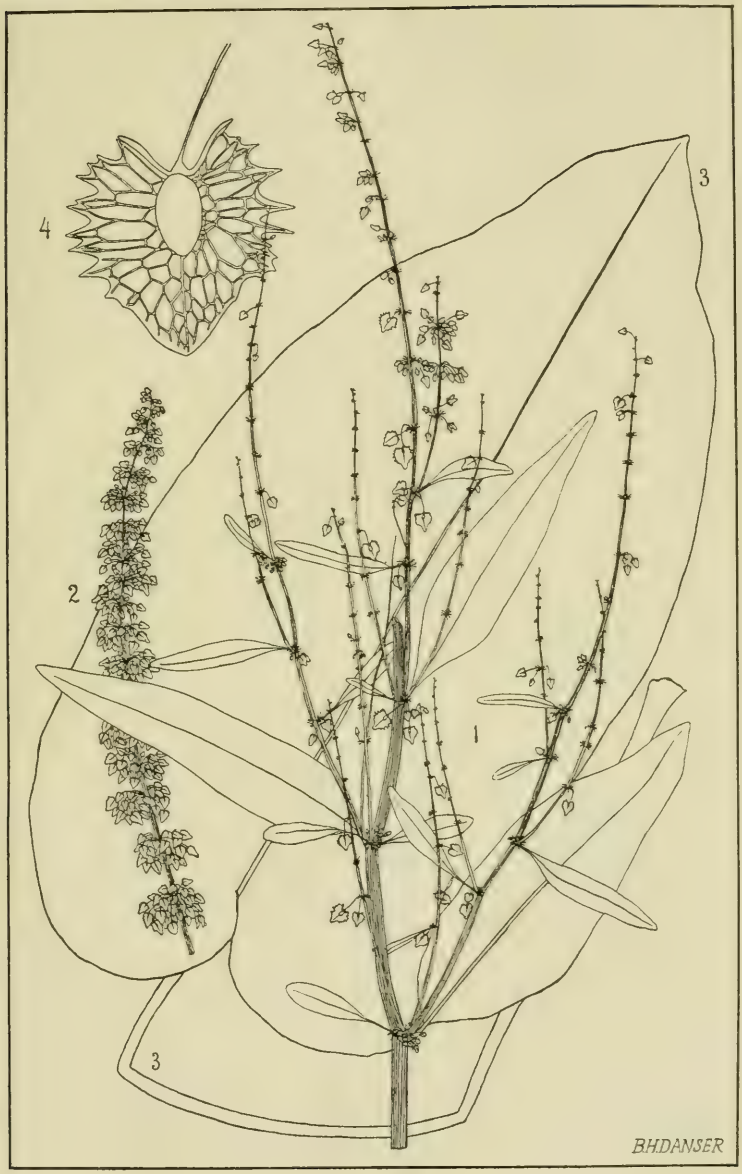
2, *Rumex upsaliensis;* ausgeblühter, aber steriler Scheinwirtel, auf $^{10}/_3$ der natürlichen Größe.

3, *Rumex dumosus;* reifer, fruchttragender Scheinwirtel, auf $^{10}/_3$ der natürlichen Größe.

1
2
3
4
B.H.DANSER

3
1
2
B.H.DANSER

1
2
3
B.H. DANSER


4
3
2
1
3
BHDANSER

1
2
3
B.H.DANSER

INDEX ALPHABÉTIQUE

par

Annie M. Hartsema.

A

Abel 150.
Adler, L. 232, 263.
Åkerman 23.
Amstel, J. E. van 143.
Aralia montana 277, 278, 279.
Aralia nudicaulis 278.
Arisz, W. H. 26, 49, 78, 79, 101, 131, 134.
Aspergillus niger 219—221, 226—232, 237, 249—251, 259, 261—265.
Aspergillus Oryzae 219, 263.
Avena 2, 4, 13, 26, 27, 30, 34, 37—41, 45, 46, 48, 50, 65, 120, 130, 134—136, 142, 170, 171, 183.

B

Babes, V. 150.
Bakhuijzen, H. L. van de Sande 26, 49, 50, 58, 59, 64, 69, 134.
Balls, W. L. 150.
Barnett, G. D. & Barnett, C. W. 263.
Bary, De 218.
Bayliss, W. M. 263.
Beale, L. 149.
Beccari 282.
Behrens, W. 150.
Benecke, W. 237, 263.
Biedermann, W. 263.
Blaauw, A.H. 1, 2, 25—28, 31—33, 49, 62, 76, 78, 79, 96, 97, 123, 131, 134.
Blackman 140, 141, 143, 147, 151, 153, 182.
Blume 282.
Boas, F. 228, 263.
Boas, F. & Leberle, H. 237, 263.
Boeke, H. E. 150.
Boeseken, J. 227, 263.
Boorsma, W. G. 278.
Bose, Sir J. C. & Das, G. 3, 134.
Botrytis cinerea 263.
Bouter, A. de 133.
Bouter, P. A. de 9, 12, 73, 133.
Bovie, W. T. 3, 8, 9, 14, 134.
Brandt, R. 151.
Braun, Al. 185, 186, 194, 199.
Bremekamp, C. E. B. 33, 35, 66, 69, 101, 122, 124, 134.
Brenner, W. 227, 228, 263.
Brieger, E. 150.
Budde, J. K. 139.
Büsgen, M. 219, 263.
Bushee, G. L. 142.
Butkewitsch, W. 220, 263.

C

Candolle, A. de 303, 306.
Čelakovsky, L. J. 184.
Charlier 148, 169.
Church, A. H. 184.
Clark, J. 166.
Clark, O. L. 35, 134.
Clark, W. M. & Lubs, A. H. 231, 263.
Cohen Stuart, C. P. 139.
Colin, H. 221, 263.
Coptosapelta Beccari 282, 283, 289, 292.

Coptosapelta flavescens 281, 283, 285, 287—292.
Coptosapelta fuscescens 282, 284.
Coptosapelta Griffithii 281, 284, 290.
Coptosapelta hameliaeblasta 282, 284, 288.
Coptosapelta Hammii 281, 282.
Coptosapelta Janowskii 282, 285.
Coptasapelta lutescens 282, 285.
Coptosapelta macrophylla 281.
Coptosapelta maluensis 282, 284.
Coptosapelta montana 282, 285, 290, 291.
Coptosapelta olaciformis 282, 283, 285, 287, 288.
Coptosapelta tomentosa 282.
Cottrel, F. G. 151.
Curtis 189, 190.
Czapek, F. 34, 122, 132, 134.

D

Danser, B. H. 293, 306.
Delpino 194.
Denier van der Gon 73.
Dippel 149.
Dox, A. W. 221, 264.
Druijvesteijn, M. J. 75.
Drude 206.
Duclaux, E. 220, 264.

E

Eichwaid, E. & Fodor, A. 264.
Eichler, A. W. 187, 188, 204.
Elfing, F. 33, 134, 227, 237, 264.
Elmer 282, 287.
Elodea 141, 204.
Elodea canadensis 204.
Elodea densa 204.
Engelmann, Th. W. 145, 149.
Engler & Prantl 189, 206.
Euler, H. 264.
Ewart, A. J. 140, 141, 147, 148, 150.
Exner, F. M. 150.

F

Falkenberg 208, 209, 214, 218.
Fermi, C. 219, 264.
Fermi, C. & Montesano, G. 219, 264.
Fernbach, A. 264.
Ferula thyrsiflora 195—199, 205, 206.
Fischer, E. 264.
Fischer, H. W. 150.
Flesch, M. 149, 152, 160.
Fröschel, P. 27, 32, 134.
Funke, G. L. 219, 264.

G

Gloeosporium 229.
Goebel, K. 186.
Grafe, V. 59, 134.
Grezes, G. 221, 229, 264.
Griffith 281.
Gscheidlen, R. 149.
Güssow, 278.
Guttenberg, H. Ritter von 34, 135.

H

Haar, A. W. van der 277, 279.
Haga, Anna 207.
Hansteen, B. 142, 170.
Harreveld, Ph. van 14, 22, 102, 135.
Hartley, E. H. 149.
Hedera 279.
Henrard 300.
Hofmeister, W. 186.
Hooker 281.
Houtte, L. van 189.
Hydrocharis 142.
Hydromystria stolonifera 142.

I

Inouye, K. 150.
Israël, O. 150.

J

Janowski 282, 292.
Johannsen, W. 169.

K

Katz. J. 220, 259, 264.
Klebs, E. 149.
Kloos A. W. 293, 294.
Kolthoff, I. M. 231.
Koningsberger, V. J. 1, 135.
Korthals 291.
Kraus, R. 150.
Krones, F. 35, 135.
Kühne, W. 148.
Kuijper, H. 221, 243, 259, 264.

L

Lappalainen, Hanna 226, 227, 264.
Lefèvre 149.
Lepidium 38, 135.
Lilium canadense 189, 190.
Lilium Martagon 189, 190, 195, 197, 199, 203, 206.
Lilium superbum 189, 190.
Lippmann, O. v. 264.
Long, J. A. 151.
Löwit, M. 150.
Lundegårdh, H. 3, 77, 135.
Lupinus 120.
Luxburg, Graf H. 33, 135.

M

Mangin 218.
Martius, von 184.
Matthaei, Miss 143.
Merrill 286, 287.
Michaëlis, L. 231, 264.
Michaëlis, L. & Davidsohn, H. 264.
Michaëlis, L. & Menten, Miss M. L. 260, 264.
Michaëlis, L. & Pechstein, H. 264.
Migula, W. 143.
Molisch, H. 150, 153, 158.
Moll, J. W. 73.
Monilia sitophila 220, 232, 265.

N

Nägeli, C. von 140, 149, 152, 160.
Nitella syncarpa 142.
Noll, F. 33, 135.
Nuttall, C. 150.

O

Ornstein, L. S. 73.
Ostwald-Luther 155, 157, 159, 163, 169, 170.

P

Panicum 30.
Panum, P. L. 149.
Pekelharing, C. A. 264.
Penicillium 264.
Penicillium camemberti 221.
Penicillium glaucum 220.
Pfeffer, W. 33, 121, 135, 142, 147, 150, 152, 160, 220, 239, 264.
Pfeiffer, L. 150.
Phycomyces 62.
Pinanga patula 207.
Plehn, F. 150, 152, 153.
Polygonatum verticiliatum 200, 202—204, 206.
Polyscias nodosa 278—280.
Pottevin, H. 221, 265
Primula 199, 200, 205, 206.
Primula acaulis 205.
Primula Bulleyana 199, 201.
Primula imperialis 200.
Primula Kewensis 200.
Primula obconica 200.
Primula sinensis 200.

R

Randia olaciformis 285.
Ranvier, L. 149, 150.

Raulin, J. 257, 265.
Richter 154.
Ringer, W. E. 231.
Ringer, W. E. & Trigt, H. van 265.
Roelink 160.
Rollett, A. 149.
Romell-Risz, Frau M. M. 33, 118—120, 132, 135.
Rothert, W. 30, 37, 40, 41, 45, 46, 57, 135.
Rumex acutus 300, 302.
Rumex Cunninghami 303.
Rumex dentatus 293—295, 297—299, 307.
Rumex Didericae 295, 296, 307.
Rumex dumosus 302—305, 308.
Rumex flexuosus 302, 303.
Rumex hagensis 300, 301, 307.
Rumex Kloosii 293, 294, 307.
Rumex maritimus 293—298, 307.
Rumex obovatus 295, 296, 298, 299.
Rumex obtusifolius 301, 302.
Rumex Patientia 300—302.
Rumex Patientia orientalis 300.
Rumex pulcher 300—302.
Rumex pulcher divaricatus 300.
Rumex salicifolius 305.
Rumex Thellungii 298, 307.
Rumex upsaliensis 302, 305, 308
Rutgers, A. A. L. 140, 143, 154—156.
Rutten-Pekelharing, Frau C. J. 32, 35, 135.
Rijsselberghe, F. van 150.

S

Sachs, J. von 2, 135, 147, 149, 153.
Schaffnit, E. 151.
Schiemann, E. 227, 265.
Schimper, K. Fr. 185, 186, 194.
Schklarewski, A. 149.
Schleiden 218.
Schoute, C. 18.
Schoute, J. C. 184.
Schultze, M. 149.
Schumann 281.
Schwarz, F. 142.
Schweiger-Seidel, F. 149.
Seddig, M. 150.
Senarmont 149.
Sierp, H. 26, 27, 37—39, 41, 48, 50, 57, 59—62, 67, 70, 135.
Small, J. A. 120, 135.
Solereder 277—279.
Sörensen, S. P. L. 230, 231, 265.
Sperlich, A. 35, 135.
Stein, Th. 150.
Strasburger, E. 207, 208, 215—218.
Stricker, S. 149.
Stylocoryne macrophylla 282.
Stylocoryne ovata 281.
Stylocoryne tomentosa 281, 282.
Styphelia verticillata 206.
Svedberg, Th. 150.
Symons, W. H. 149.
Symphytum bulbosum 185.
Symphytum tuberosum 185.
Symphytum Zeyheri 185.

T

Talma, E. G. C. 14, 135, 140, 143.
Tarenna 283.
Tarenna hameliaeblasta 282, 290.
Teodoresco, E. C. 150.
Thellung, A. 298.
Thomé, O. W. 149.
Tollenaar, D. & Blaauw, A. H. 50, 62, 135.
Tradescantia 141, 144.
Tradescantia repens 207.
Trianea 139, 142, 144, 156, 161, 167, 170, 171, 176, 183.

U

Unger 217

V

Valeton, Th. 281.
Vallisneria 141.
Velenovsky, J. 184.
Velten, W. 140, 147, 149, 151, 152, 160.
Vignal, W. 150.
Viguier 277, 279.
Vink 153.
Vogelsang, H. 149.
Vogt, E. 1, 26—28, 37—39, 41, 45—46, 57, 59, 136.
Vries, Hugo de 144.
Vries, M. S. de 140, 143.

W

Wallich 281.
Walter, H. 38, 70, 136.
Webera macrophylla 281, 282.
Wehmer, C. 237, 265.
Went, F. A. F. C. 132, 133, 139, 153, 220—222, 224, 229, 262.
Wernham 282.
Westerdijk, Joha. & Luijk, A. van 229, 265.
Wohlgemuth 265.
Wortmann, J. 219, 265.

Z

Zea Mays 207—210, 213, 215, 216, 218.
Zollikofer, C. 1, 2, 6, 14, 26, 33, 37, 40, 41, 43, 59, 70, 101, 105, 118, 119, 121, 136.
Zollinger 281.

SOMMAIRE.

A. W. van der Haar. Beitrag zur Anatomie der Araliaceae. Die Blätter und Stengel von *Aralia montana* Bl. Mit Tafel IX 277

Th. Valeton. Die Gattung *Coptosapelta* Korth. Mit Tafel X und XI 281

B. H. Danser. Fünf neue *Rumex*-Bastarde. Mit Tafel XII—XVI 293

Annie M. Hartsema. Index alphabétique 309

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam de Groningue et d'Utrecht et de l'Université technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., P. Jansen, A. A. Pulle et Tine Tammes.

Volume XX.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden, overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

Drukkerij-en Uitgeverij
J. H. DE BUSSY
AMSTERDAM. A°. 1923.

Op de ledenvergadering van 27 Januari l.l. te Delft is besloten tot een wijziging der statuten. De leden, die wijzigingen willen voorstellen, kunnen tot 31 Maart a. s deze inzenden bij den eersten secretaris, den Heer Dr. M. J. SIRKS te Wageningen, Rijksstraatweg 62.

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

Recueil

des

travaux botaniques néerlandais

publié par

la Société botanique néerlandaise et les
Laboratoires de Botanique des Universités d'Amsterdam
de Groningue et d'Utrecht et de l'Université
technique de Delft

sous la rédaction de M. M.

G. van Iterson Jr., P. Jansen, A. A. Pulle et
Tine Tammes.

Volume XX.

Droits de reproduction et de traduction réservés.
Overneming van eenig artikel uit dit tijdschrift is verboden,
overeenkomstig art. 15 en 16 van de auteurswet 1912.

Drukkerij en Uitgeverij
J. H. DE BUSSY
AMSTERDAM. A°. 1923

SOMMAIRE.

J. P. Bannier.

Untersuchungen über apogame Fortpfanzung bei einigen elementaren Arten von Erophila verna 1

D. S. Fernandes.

Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von Pisum sativum 107

V. J. Koningsberger.

Lichtintensität und Lichtempfindlichkeit 257

O. Posthumus.

A contribution to the knowledge of the relation between Psilophyton and Rhynia. 313

Theo J. Stomps.

A contribution to our knowledge of the origin of the British flora 321

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

UNTERSUCHUNGEN ÜBER APOGAME FORTFLANZUNG BEI EINIGEN ELEMENTAREN ARTEN VON EROPHILA VERNA

von

J. P. BANNIER.

KAPITEL I.

Einleitung. Ältere Untersuchungen über Erophila verna. Polymorphismus und Apogamie.

§ 1. Einleitung.

„Je crois qu'elles doivent être regardées comme des espèces et même comme les seules vraies espèces, parce que je crois à l'espèce, comme l'humanité entière y a toujours cru, comme les savants de tous les pays ont cru jusqu' à Lamarck, l'inventeur de la théorie du transformisme, qui a été restaurée et reduite en formules de nos jours, par Darwin et par ses sectateurs." In diesen Worten fasst Alexis Jordan (1873) seine Auffassung über das Wesen der „Elementaren Arten" von *Erophila verna* und über die Unveränderlichkeit in der Natur zusammen. Davon überzeugt, dass nur die Schöpfungslehre die wahre Lehre ist, dass Lamarck und Darwin „ces modernes théoréticiens" eigentlich nur Ketzer sind, versucht er, die absolute Konstanz in der ganzen Natur zu beweisen. Die Unveränderlichkeit findet er auch bei den kleinsten Gruppen von einander völlig gleichen Individuen, bei den elementaren Arten, welche „toutes, sans exception, se conservent parfaitement identiques, sans hybridation, sans modification aucune, les individus d'une même forme n'offrant jamais d'autre différence que celle de la taille suivant qu'ils sont

FEB 27 1924

plus ou moins nombreux dans un même espace de terrain, ou que le sol est plus ou moins fertile."

Jordan hatte sich also zum Ziel seiner Arbeit gestellt, die Schöpfungslehre zu unterstützen und Beweise gegen die Deszendenzlehre zu liefern; als wesentliches Resultat hat er uns jedoch die Erkenntnis gebracht, dass sehr viele Arten, welche bisher als einheitlich angesehen wurden, Komplexe sind von mehreren, einander sehr nahestehenden, aber erblich verschieden bleibenden Kleinarten. Sein Ziel hat er also nur teilweise erreicht, aber die Mittel, mit denen er zum Ziel gelangen wollte, waren so wichtig, dass nur dadurch schon sein Name und seine Arbeit über Jahrhunderte hinaus bekannt bleiben werden.

Von den Arten, bei denen Jordan einen grossen Polymorphismus nachgewiesen hat, ist *Erophila verna* wohl die bekannteste. Diese Species wird dann auch immer als Beispiel genannt wenn von Vielgestaltigkeit die Rede ist. Verschiedene Autoren haben sie schon zur Stützung ihrer Theorien über Artbildung zu benutzen versucht. Eine Bearbeitung der Species *Erophila verna*, von neueren genetischen Ansichten ausgehend, ist erst einmal geliefert worden, nämlich durch die Untersuchungen Rosen's (1911). Es ist wohl eigenartig, dass diese für Erblichkeitslehre und Systematik so wichtige Art nicht häufiger Objekt experimenteller Untersuchungen gewesen ist.

Als Herr Dr. J. P. Lotsy in Velp mir im Frühling 1921 vorschlug, seine *Erophila*-Kulturen zu übernehmen, die schon vor einigen Jahren angefangene experimentelle Arbeit weiterzuführen und einige Kleinarten cytologisch zu untersuchen, war es mir dann auch sehr angenehm, diesen Vorschlag annehmen zu können. Warum meine Arbeit sich mehr auf cytologischem Gebiet als auf experimentell genetischem bewegt hat, wird aus dem negativen Resultat der angeführten Kreuzungsversuche hervorgehen.

Herrn Dr. J. P. Lotsy an dieser Stelle meinen herz-

lichsten Dank auszusprechen für die Ueberlassung vieler seiner Pflanzen und für die Freundlichkeit, womit er mir gestattete, seine Versuche weiter auszuarbeiten, ist mir eine sehr angenehme Pflicht.

---

§ 2. Historisches über *Erophila verna*.

Alexis Jordan war der erste Forscher, der sich nicht nur mit der systematischen Stellung von *Erophila verna* (Draba verna L.)[1]), sondern auch mit der Ungleichförmigkeit innerhalb dieser Species beschäftigte. Jordan hat verschiedene Linné'sche Species in zahlreiche „elementare Arten" zerlegt, nicht nur *Erophila verna*, sondern auch *Ranunculus monspeliacus*, *Ranunculus acer*, *Aquilegia vulgaris*, *Papaver Rhoeas*, *Arabis hirsuta*, *Thlaspi arvense*, *Biscutella laevigata* und viele andere Species. Er ging von dem vollkommen richtigen, aber bis dahin zu oft vernachlässigten Grundsatz aus, dass für die Speciesunterscheidung nur solche Merkmale zu verwerten sind, welche sich erblich unveränderlich zeigen, also mit Ausnahme von allen auf äussere Einflüsse zurückzuführenden Merkmale. Darum kultivierte er die Pflanzen im Versuchsgarten unter möglichst gleichmässigen Bedingungen. Viele Jahre lang dauerten seine Versuche, durch die er fand, dass die verschiedenen, aus Süd- und Mittel-Frankreich zusammengebrachten, und oft nur durch sehr kleine Differenzen von einander zu unterscheidenden *Erophila's*

---

[1]) Die Systematiker waren schon vor Jordan's Zeit uneinig über die Stellung von *Draba verna L.* im System. De Candolle (Prodromus I) trennte die Gattung *Erophila* mit zweispaltigen Blumenblättern von der Gattung *Draba* ab. Prantl (E. u. P. III 2) fasst 5 Sektionen, nämlich *Drabella*, *Heterodraba*, *Erophila* (*Draba verna L.* mit vielen Kleinarten), *Drabaea* und *Aizopsis* zusammen unter dem Gattungsnamen *Draba*. Der Name *Erophila verna* für die ganze Sammelart stammt von E. Meyer. Weil auch Jordan und Rosen die Kleinarten als *Erophila* mit ihrem Kleinartsnamen bezeichnet haben, obwohl sie eigentlich *Draba verna* mit letzterem Namen heissen sollten, werde ich auch hier dieselbe Nomenclatur benutzen.

durch Jahre hindurch konstant blieben. Die Nachkommenschaft besass immer genau dieselben Merkmale wie die Mutterpflanze. Zwischenformen oder Hybriden wurden nie beobachtet. Wie nahe er die unter sich verschiedenen Pflanzen auch aneinander setzte, immer brachten sie wieder erblich gleiche und konstante Nachkommenschaft hervor.

Deshalb sieht Jordan die erblich konstanten *Erophila's* nicht als Varietäten an, obwohl sie auch nach seiner Zeit oft noch als solche beschrieben sind, sondern als Arten und wohl die einzig echten Arten: „Elles n'ont pas de tendance à s'hybrider entre elles, d'où il résulte, qu'elles n'ont pas de tendance à se rapprocher, se confondre et qu'elles demeurent invariablement distinctes. Enfin, elles sont héréditaires et permanentes, d'où l'on doit conclure qu'elles ne peuvent être considérées comme des variétés et qu'elles doivent être prises pour des espèces ou pour des races. Il faut nécessairement choisir entre l'une ou l'autre de ces appellations..... Je crois qu'elles doivent étre regardées comme des espèces." Selbstbestäubung ist wohl die weitaus allgemeine Bestäubungsweise bei *Erophila*, aber Jordan hat schon die Möglichkeit der Fremdbestäubung eingesehen.

Jordan wollte mit seinen Untersuchungen über konstante Species seine Auffassung über die Unveränderlichkeit der Materie unterstützen. Variationen sind nur als Resultat von äusseren Einflüssen möglich, erblich können sie nie sein, weil dann die Materie sich ändern müsste. Modificationen nennt er also Varietäten. Jordan's theoretische Ansichten sind sehr interessant; weil sie jedoch nur historischen Wert haben, will ich sie hier nicht weiter erörtern. Sie sind in zwei Schriften von Jordan selbst geschildert (1853, 1864), während Rosen (1889) sie später sehr verständlich skizziert hat.

Von ungefähr 1850 an hat Jordan seine elementaren Arten gezüchtet. Schon 1852 unterscheidet er 5 Formen, 1864 bereits 53, welche er alle als Species betrachtet.

während er 1873 in seiner sehr bekannt gewordenen Mitteilung in der „Association française pour l'avancement des sciences" von ungefähr 200 elementaren Arten spricht, welche er jedes Jahr aus Samen züchtet. Verschiedene hiervon sind in den „Icones ad Floram Europae" von Jordan und Foureau abgebildet. Der allgemeine Habitus der Pflanzen ist derselbe, die Unterschiede beziehen sich hauptsächlich auf Fruchtform, Blattform, Behaarung und kleinere Differenzen der Blumen.

Jordan's Resultate über die Samenbeständigkeit der *Erophila's* sind mehrere Male bestätigt worden. Wie Hugo de Vries (1901, 1905) mitteilt, hat Thuret sie experimentell geprüft und die Konstanz richtig gefunden. De Bary hat in den Jahren 1885—1887 viele *Erophila*- Kleinarten aus der Umgebung von Strassburg und Frankfurt a.M. untersucht und genau denselben Erfolg gehabt. Verschiedene seiner Pflanzen waren den Jordan'schen sehr ähnlich, so dass er sie mit demselben Namen andeutet. Die Identifizierung war sehr schwierig wegen der äusserst feinen Differenzen. Andere waren bestimmt neue Formen. De Bary hat seine Resultate selbst nicht mehr publizieren können, aber deren posthume Veröffentlichung erfolgte 1889 durch Rosen, der selbst die Versuche zu Ende führte und ausserdem noch einige Theorien über die Bildungsweise der *Erophila*-Species hinzufügte. Rosen ordnete die verschiedenen Kleinarten in neue Reihen, dabei meistens dieselben Charaktere verwendend, welche auch Jordan benutzt hatte. Auch er findet die gleiche auffallende Tatsache, worauf auch der zuletzt genannte Autor schon hingewiesen hat, dass sehr nahe verwandte Species vielfach gemeinsam vorkommen. Gerade diese Tatsache ist für die Erklärung der Artbildung bei dieser so äusserst polymorphen Gattung von grosser Wichtigkeit.

Rosen glaubte damals an eine Speciesbildung aus einer gemeinschaftlichen Stammart durch formverändernde Kräfte,

welche „liegen in der Constitution der Pflanze selbst". Er nahm also Mutationen an. Später (1910) hat er jedoch seine Vermutung von mutativer Speciesbildung bei *Erophila* wieder zurückgenommen, weil sie nicht mit den Resultaten seiner neueren Untersuchungen übereinstimmte.

Hugo de Vries (1901, 1905) benutzte auch die *Erophila's* als Beispiel für Artbildung durch Mutation, sich dabei auf Rosen's Experimente stützend. Er glaubt, dass sie „in einer ähnlichen Mutationsperiode mit denselben Gesetzen wie *Oenothera Lamarckiana*" (Mut.-Theorie I 1/2 355) entstanden sind, irgendwo im Süden von Zentral-Europa, vielleicht in der Nähe von Lyon, von wo aus sie sich über Europa ausgebreitet haben. Vielleicht sind sie nachher konstant geblieben, vielleicht sind sie wieder specifischen Mutationen unterworfen gewesen. Auch wenn man mit de Vries annimmt, dass die *Erophila*-Subspecies durch Mutation entstanden sind, so glaube ich doch, dass man unmöglich sagen kann, wo die ursprünglichen Mutationen stattgefunden haben. Es kommen nämlich nicht nur im Süden von Frankreich sehr viele nahe verwandte Kleinarten vor, sondern ebenfalls an verschiedenen Orten in Deutschland, in den Niederlanden und wohl überall vielleicht, wo *Erophila verna* gefunden wird. Ich fand z. B. in Baarn (Provinz Utrecht) vier sehr nahe an einander verwandte, aber unbedingt von einander verschiedene Kleinarten, alle vier in Tausenden beisammen und jede Kleinart nur einige Meter von der anderen entfernt. Der Polymorphismus wurde in Frankreich zuerst entdeckt; weil er jedoch überall vorkommt, ist es unmöglich zu sagen, wo er entstanden ist.

1911 erschien die bekannte Arbeit von Felix Rosen über die „Entstehung der elementaren Arten von *Erophila verna*". Jetzt wurde endlich die Sammelspecies *Erophila* einmal gründlich untersucht, wobei von mehr modernen Erblichkeits-und Abstammungsgesichtspunkten ausgegangen wurde. Weil meine Untersuchungen in vielen Hinsichten

an die Rosen'schen anschliessen und weil ich im Kapitel VII versuchen werde, eine Erklärung einiger Resultate von Rosen's Arbeit zu geben, wird es angebracht sein, diese Arbeit hier kurz zu besprechen.

Erstens sei hier auf die Tatsache aufmerksam gemacht, dass Rosen nie Mutationen auftreten sah; seine Stämme blieben ebenso rein wie diejenigen von Jordan und de Bary. Er sammelte seine Pflanzen in der Nähe von Breslau und fand dort an verschiedenen Orten wieder einander sehr nahe verwandte Kleinarten beisammen; dies spricht sehr für die Entstehung am Fundort und nicht für Verschleppung von an anderen Orten entstandenen Kleinarten. Rosen nahm neun Subspecies in Kultur. Die systematischen und blütenbiologischen Studien können hier unbesprochen bleiben. Nur möchte ich der Einteilung in „scaposae", mit derben und schroffen Blütenschäften, und „flexuosae", wobei diese zart und oft gebogen sind, beistimmen. Auch ich konnte ohne weiteres die mir bekannten Kleinarten in diese beiden Gruppen einteilen.

Rosen fing seine Kreuzungsversuche im Jahre 1908 an. Auf Kastration musste er verzichten, weil sie wegen der Kleinheit der Blüten und der Proterandrie unmöglich war. Wenn er jedoch sofort, wenn die Blüten sich öffneten, die Narben, welche dann erst mit sehr wenigen eigenen Pollenkörnern behaftet sind, mit einer grossen Menge fremden Pollens belegte, hatte er ziemlich grosse Sicherheit, dass seine Versuche nicht misslingen konnten, und zwar wegen der zu grossen Selbstbestäubungsmöglichkeit. Dass es nicht immer unmöglich ist, *Erophila's* zu kastrieren, ohne die Blüten zu verletzen, werde ich im III. Kapitel zeigen.

Im Jahre 1908 versuchte Rosen 7 verschiedene Kombinationen. Er erhielt im nächsten Jahr 252 Pflanzen, darunter jedoch nur 7 Bastarde. Sechs Kreuzungsversuche waren vollkommen erfolglos, die Tochtersamen brachten nur die Mutterform hervor. Die siebente Kombination:

E. cochleata × *E. radians* lieferte aus 40 Samen 7 Bastarde. Im nächsten Jahr wurden mehrere Versuche angestellt, jetzt mit dem Erfolg, dass 149 Bastarde (sicher oder mutmasslich als solche zu deuten) auftraten, während wieder alle anderen der 438 erhaltenen Pflanzen der Mutter gleich waren. Ich führe hier Rosen's Kreuzungsresultate aus seiner Publikation über (l. c. p. 397—398):

Kreuzungskombinationen 1908.			erhaltene Pflanzen.	darunter Bastarde.
E. stelligera	×	*patens*	49	0
E. „	×	*cochleata*	31	0
E. „	×	*elata*	20	0
E. stricta	×	*radians*	45	0
E. cochleata	×	„	40	7
E. „	×	*patens*	31	0
E. „	×	*stelligera*	36	0
			252	7

Idem 1909.			erhaltene Pflanzen.	Bastarde.	Kümmerlinge.
E. radians	×	*stricta* . . .	verunglückt	—	—
E. „	×	*cochleata* . .	desgl.	—	—
E. patens	×	„ . .	2	—	(1)
E. chlorina	×	„ . .	8	0	—
E. stelligera	×	„ . .	17	5	—
E. „	×	*elata*	12	1	(1)
E. „	×	*tarda*	11	0	—
E. stricta	×	*cochleata* . .	42	12?	—
E. „	×	*elata*	29	10	—
E. „	×	*stelligera* . .	20	1	—
E. cochleata	×	*radians* . . .	44	43	—
E. „	×	*patens* zweimal	29	—	(1)
E. „	×	*chlorina* „	58	28	—
E. „	×	*stelligera* „	20	1	(1)
E. „	×	*stricta* . . .	53	12?	—
E. „	×	*elata* zweimal	42	26	—
E. elata	×	*chlorina* . . .	10	0	—
E. „	×	*stelligera* . .	16	0	—
E. „	×	*cochleata* . .	25	10	—
			438	149	(4)

Die Nachkömmlinge der Kreuzungen *E. stricta* × *cochleata* und reziprok waren der Mutter sehr ähnlich. Ihre Bastardnatur war also nicht vollkommen sicher.

Erstens geht aus diesen Resultaten gleich hervor, dass die Kreuzungsmethode nicht so mangelhaft war, wie sie vielen vielleicht schien. Speziell die Kreuzungen mit *E. cochleata* als Mutter lieferten so viele Bastarde, dass nicht gesagt werden kann, die erfolglosen Kreuzungsversuche gäben kein Resultat wegen Fehler in der Methode. Die erfolglosen Kombinationen von 1908 lieferten auch 1909 keine oder nur sehr wenige Bastarde. Dass nur so wenig Bastarde auftraten und die grosse Mehrzahl der erhaltenen Pflanzen ihren Müttern ähnlich war, muss also einen anderen Grund haben. Rosen sieht diesen in mangelnder sexueller Affinität oder im Zufall. Die Zahlen beweisen jedoch meines Erachtens schon, dass der Zufall nicht immer bestimmend wirken kann; sonst wären in beiden Versuchen verschiedene Kombinationen nicht erfolglos geblieben, während andere einen sehr hohen Prozentsatz Bastarde lieferten. Einen dritten Grund, der durch meine Resultate als sehr wahrscheinlich hervorgehoben wird, nämlich mutmassliche Apogamie bei mehreren der benutzten Mutterpflanzen, werde ich später zu besprechen haben.

Die erfolgreichste Kombination, *E. cochleata* × *radians*, welche im ganzen aus 84 Samen 50 Bastarde lieferte, hat sehr eigentümliche Filialgenerationen gehabt. Die F_1-Bastarde waren monomorph und mehr der Mutter als dem Vater ähnlich; verschiedene Eigenschaften waren jedoch deutlich intermediair. Diese monomorphe F_1 war natürlich Anregung, dass Mendel'sche Spaltung erwartet wurde. Eine Eigenartigkeit der F_1-Bastarde muss noch speziell erwähnt werden, nämlich die sehr stark verringerte Fertilität. Die Bastarde erzeugten nur samenarme, halb verkümmerte Früchte. Während bei normaler Fertilität jede Frucht ungefähr 45—55 Samen liefert, konnte Rosen von 7 Exem-

plaren im ganzen nur so viele Samen ernten, dass er im nächsten Jahr über eine F_2 von ungefähr 100 Pflanzen verfügen konnte. Diese 100 Pflanzen zeigten eine unerwartete Vielgestaltigkeit. Kein Merkmal blieb von Variation ausgeschlossen. Keine zwei Pflanzen waren einander völlig gleich. Es traten auch einige neue Merkmale auf, welche den Stammeltern nicht eigen waren. Schon allein wegen dieser Tatsache meint Rosen, der erst selbst an Mendel'sche Spaltung bei den *Erophila's* geglaubt hat, es läge hier etwas anderes vor. Die Vielgestaltigkeit der F_2-Generation wäre wohl noch zu erklären, wenn vier oder mehr Paare antagonistischer Merkmale angenommen werden. Mendelismus wird Rosen jedoch unwahrscheinlich, weil die neuen Merkmale, welche vielleicht durch Kryptomerie noch zu erklären wären, nicht in festen Typen auftraten, sondern in allen Individuen graduell verschieden waren. Es scheint mir, dass diese Vermutung nicht ganz berechtigt ist. Obwohl die Vielgestaltigkeit wirklich ausserordentlich gross ist, wird es doch mit mehreren Daten und grösseren Zahlen, vielleicht sehr wohl möglich sein, die sonderbare F_2 mit Hilfe von kompliziert mendelnden Faktoren zu erklären. Die schon in F_1 herabgesetzte Fertilität war in F_2 noch bedeutend niedriger geworden, sogar derart, dass Rosen von der Kombination *E. cochleata* × *radians* nur 5 Stämme behalten konnte.

Wenn aber doch Mendel-Spaltung vorläge, so wäre es wahrscheinlich, dass die F_3- Generation die eigenartigen Spaltungen wiederholen würde. Dies geschah jedoch nicht. Die Nachkommen der 5 erhalten gebliebenen Stämme waren der Stammmutter (F_2-Pflanze) vollkommen gleich. Die neuen F_2-Typen wiederholten sich in der F_3-Generation. „Alle neuen Formen aus F_2, welche überhaupt keimfähige Samen gebildet haben, sind Biotypen" (l. c. p. 406), schliesst Rosen denn auch aus der Tatsache, dass ihre Nachkommenschaft sowohl der Vorgeneration gleich,

wie auch unter sich monomorph ist. Er hält die Möglichkeit Mendel'scher Spaltung jetzt für ausgeschlossen. Mit diesen Tatsachen vor Augen, war damals, als das Vorkommen von Apogamie innerhalb der Species *Erophila verna* noch unbekannt war, wohl kaum eine andere Folgerung zu ziehen, speziell, weil die F_4-Generation dieselbe Konstanz zeigte wie die F_3-Generation (Rosen 1913). In F_3 und F_4 ist nur ein Merkmal hervorgetreten, das nicht bei allen Individuen gleich war, das also vielleicht als Mendel-Merkmal angesehen werden könnte, nämlich die rote Pigmentierung von jungen Blättern und von den meistens zitronengelben Antheren. Wie Rosen selbst sagt, ist die Blattpigmentierung jedoch von einer gewissen Lichtintensität abhängig. Ob es sich um ein wirkliches Mendel-Merkmal handelt, ist also nicht festzustellen. Die sehr plötzliche Konstanz in F_3 und weiteren Generationen hat die interessante Begleiterscheinung, dass die Fruchtbarkeit auf einmal wieder bis zur normalen Höhe gesteigert wird.

Nicht alle F_2-Generationen der verschiedenen Kombinationen gestalteten sich so wie die F_2 von *E. cochleata* × *radians*. Bei drei Kombinationen, nämlich *E. stelligera* × *cochleata*, dieselbe reziprok und *E. cochleata* × *chlorina*, war die Vielgestaltigkeit sehr viel geringer, während die F_2-Generation von *E. cochleata* × *stricta* und von deren reziproker Generation ein fast einheitliches Gepräge trug. Hier ist also die Konstanz früher eingetreten. Sehr bemerkenswert ist, dass bei den zuletzt genannten Kombinationen die F_2 wieder völlig fruchtbar war und bei den drei anderen viel höher als bei *E. cochleata* × *radians* und vier sich ebenso verhaltenden Bastard-Kombinationen. Wir sehen also ein Zusammengehen von Fruchtbarkeit mit monomorpher Konstanz und von starker Sterilität mit Vielgestaltigkeit und Inkonstanz.

Die Auslegung von Rosen's Resultaten ist sicher sehr

schwierig. Baur meint in einem Referat (1912) und später auch bei der Diskussion von Rosen's Arbeit in der dritten Wanderversammlung der Gesellschaft zur Förderung Deutscher Pflanzenzucht, es wäre nicht bewiesen, dass hier kein Mendelismus vorliegt, weil von jeder F_2-Pflanze nie mehr als 25—30 F_3-Pflanzen gezogen worden sind. Wenn eine sehr komplizierte Spaltung stattgefunden hätte, so wäre es sehr wohl möglich, dass 25—30 Pflanzen zusammen den Eindruck von Konstanz gaben, weil die Pflanzen mit sehr kleinen Abweichungen vom mittleren Typus natürlich viel zahlreicher sind als extravagante Formen. Erst bei Untersuchungen von vielen F_3-Nachkommen würden die Spaltungen deutlich ans Licht kommen. Weil Rosen jedoch nicht nur die Nachkommenschaft von einzelnen F_2-Pflanzen geprüft hat, sondern viele Stämme, sei es auch von verschiedenen Kombinationen, genau durchmusterte, so dass im ganzen ungefähr 10.000 Keimlinge in F_3 und F_4 vorlagen, wobei nie eine deutliche Abweichung vom Muttertypus gesehen wurde, kann ich Baur's Meinung nicht gänzlich teilen. Es scheint mir, dass in F_2 die Möglichkeit für Mendelismus noch vorliegt, dass die *Erophila's* jedoch von F_2 ab wirklich konstant geblieben sind. Wenn die geschlechtlichen Funktionen der Versuchspflanzen nicht gestört gewesen sind, so muss hier unbedingt eine andere Art von Vererbung als die Mendel'sche stattgefunden haben.

Rosen hat versucht, das sonderbare Verhalten der *Erophila's* zu erklären. Er hat eine Hypothese aufgestellt, welche bisher nur theoretischen Wert gehabt hat, und welche, so weit mir bekannt ist, auch nie zur Erklärung von anderen abnormalen Kreuzungsresultaten herangezogen worden ist. Weil diese Hilfshypothese jedoch die von Rosen gefundenen Tatsachen erklären kann, will ich sie hier kurz besprechen.

Erstens nimmt Rosen an, dass die Gene nur so lange

unveränderlich sind, als sie durch die Wirkung von anderen Genen nicht gestört werden. Kommen nun durch eine illegitime Kreuzung Gene mit ungleichem Inhalt zusammen, so wird es durch die Grösse der Differenzen bestimmt, was geschieht. Sind die Differenzen zu gross, so ist ein gemeinsames Wirken, also ein F_1-Bastard, unmöglich; sind die Differenzen klein, so wird vorläufig oder endgültig eine Gemeinschaft geschlossen, es tritt eine Änderung der Eigenschaftsträger ein und als Produkt tritt etwas Neues, aber Reines und Konstantes hervor. Es kann auch sein, das Unverträglichkeiten nur bei einer Minderzahl der Eigenschaftsträger, Kernteile, Gene oder wie man sie sonst nennen will, auftritt, während die Mehrzahl einander anzieht. Die unverträglichen Teile werden gezwungen, mit einander in Kontakt zu treten, sie sind jedoch nicht so unverträglich, dass nur ein sofortiger Ausgleich die Gemeinschaft möglich machen kann. Es wird ein Provisorium gebildet in F_1. „Die Teile der beiderlei Eigenschaftsträger ruhen friedlich in jedem Kern beisammen. An der Formgebung beteiligen sie sich in gleichem Masse, wenn ihre Kraft gleich ist." (Rosen 1911 p. 413). So entsteht ein intermediairer F_1-Bastard. Der Ausgleich is jedoch nur verschoben. Wenn die Lebensphase aufhört, wird unbedingt erst neu geordnet; nach der Reduktionsteilung in F_1 ist das Provisorium nicht mehr möglich. Hierbei finden also die grossen Änderungen statt. „Die in F_1 verschobene Auseinandersetzung lässt sich bei der Neuordnung nicht mehr vermeiden, der Kampf tobt auf der ganzen Linie und ist in seinen Chancen um so unsicherer, je grössere Antagonismen sich gegenüber stehen, je weniger übermächtige auf schwächere Gegner stossen. So haben wir das Bild der Formspaltung in F_2. Aber der Kampf wird nun auch wirklich ausgetragen, schon in F_3 herrschen aufs Neue konsolidierte Verhältnisse" (l. c. p. 414). Es ist also etwas vollkommen Neues entstanden, wenn man will, eine neue

reine Linie, während Heterozygoten nur Provisorien vorstellen.

In diese Hypothese passen nun wohl die *Erophila*-Resultate hinein, weil die Hypothese speziell für sie gemacht ist, und sie ist auch dehnbar genug, um andere, sowohl normale wie auch abnormale Fälle erklären zu können; praktischen Wert wird sie aber wohl nie haben, weil sie dafür zu wenig exakt und zu unsicher ist. Dies gesteht Rosen auch selbst ein, und er gibt sie nur als Hilfshypothese, woraus sich wohl alle bekannten Kreuzungserfolge in ihrer Gesamtheit erklären liessen.

In den folgenden Kapiteln werde ich über experimentelle und cytologische Untersuchungen berichten, welche ans Licht gebracht haben, dass bei verschiedenen elementaren Arten von *Erophila verna* die Fortpflanzung apogam ist. In wie weit Apogamie bei der Subspeciesbildung von *E. verna* im allgemeinen eine Rolle spielt und in wie weit sie das in den Kulturen Rosen's [1]) getan haben kann, muss jetzt natürlich näher untersucht werden. Diese Fragen werde ich nach Mitteilung der gefundenen Tatsachen näher zu erörtern haben. Weil jedoch in dieser überaus polymorphen Species Apogamie angetroffen wurde, so wie diese in den letzten Jahren in so vielen polymorphen Species gefunden ist, soll erst kurz die Verbindung, welche zwischen Polymorphimus und Apogamie durch viele Forscher angenommen wird, besprochen werden.

---

§ 3. Polymorphismus und Apogamie.

Den Terminus Apogamie werde ich hier in der Bedeutung benutzen, welche Juel (1908) und Strasburger (1904)

---

[1]) Ernst (1918) hat in seinem Buch über Bastardierung als Ursache der Apogamie schon an die Möglichkeit gedacht, dass bei Rosen's neuen Formen Apogamie vorkommen könnte. In einer Fussnote macht er speziell auf die eigenartigen Fertilitätsverhältnisse aufmerksam (l. c. p. 401).

ihm gegeben haben, nämlich: das Entstehen des Embryos aus der unbefruchteten diploiden Eizelle. Die Frage, welche der beiden Terminologien für apomiktische Vorgänge, die Juel—Strasburger'sche oder die Winkler'sche (1904, 1906), die richtigste und deutlichste ist, ist in den letzten Jahren so oft diskutiert worden, dass es mir unnötig erscheint, sie hier eingehend zu erörtern. Schliesslich handelt es sich bei der Besprechung dieser Frage immer um subjektive Auffassungen und Definitionen von ungenügend bekannten Tatsachen. Solange Probleme wie das von der physiologischen Bedeutung einer diploiden Eizelle ungelöst sind, wird es zwecklos sein, eine bestimmte Terminologie als die einzig richtige anzusehen, weil der Wert und die Erklärung der apomiktischen Vorgänge bis dahin von den verschiedenen Forschern immer noch wieder anders gedeutet werden können. Beide Terminologien sind darum nur vorläufige. Wenn ich die Winkler'sche Terminologie hier nicht benutze, will ich damit nicht erklären, dass ich sie für unrichtig halte. Sie ist unbedingt die meist distinkte. Die Strasburger'sche Nomenclatur benutze ich nur deshalb, weil ich mit Holmgren (1919) der Auffassung bin, dass es vorläufig besser ist, das alte Wort Parthenegenesis nur auf die Fälle anzuwenden, wo eine Eizelle genau so, wie sie sonst die Verschmelzung mit einem männlichen Kern abwartet, um Initialzelle eines neuen Individuums zu werden, also haploid, sich ohne Befruchtung entwickelt und einen Embryo bildet.

Gleich zu Beginn der Apogamieforschung hat man schon versucht, einen Zusammenhang zwischen Apogamie und Polymorphismus zu finden. Die ersten Gattungen, bei denen Apogamie nachgewiesen werden konnte, wie *Alchimilla*, *Antennaria*, *Hieracium* und *Taraxacum*, waren gerade sehr polymorph. Von den anderen später untersuchten Pflanzen gehören auch verschiedene vielgestaltigen Gattungen an. Das Problem dieses eigentümlichen Zusammengehens von

beiden Erscheinungen blieb immer eng mit der Apogamieforschung verknüpft. *Erophila verna* ist wohl das klassischste Beispiel für Polymorphismus. Darum soll jetzt erst einmal der Zusammenhang erwähnt werden, welchen verschiedene Forscher zwischen beiden Erscheinungen vermuteten.

Besteht ein direktes, kausales Verhältnis zwischen beiden? Und wenn dieses Verhältnis besteht, sind daraus dann vielleicht auch Folgerungen bezüglich der Artbildung in polymorphen Species zu ziehen? Murbeck (1901, 1904) und Raunkiaer (1903) fanden, ebenso wie Jordan u.a. bei *Erophila*, dass bei den polymorphen Species *Alchimilla*, *Taraxacum* und *Hieracium* alle die verschiedenen Formen konstant sind. Sie konnten Apogamie feststellen und waren der Ueberzeugung, dass die Apogamie als eine Erscheinung von verhältnismässig hohem Alter zu betrachten ist. Aber der Polymorphismus bei *Hieracium* ist, wenigstens in Skandinavien, ziemlich jung. Die beiden genannten Forscher, und später auch Ostenfeldt (1910), der sich noch positiver ausdrückt, meinen denn auch, dass verschiedene elementare Arten entstanden sein müssen aus Formen, welche selbst apogam waren. Ob wirklich solche Neubildungen, Mutationen, bei apogamen Pflanzen vorkommen, darüber herrscht noch immer keine Klarheit. Den einzigen bekannten Fall eines solchen Mutanten hat Ostenfeld (1910) in einer F_2-Generation von apogamen Eltern (F_1 aus der Kreuzung *Hieracium excellens* × *H. aurantiacum)* gefunden. Dieser Fall konnte wegen der Sterilität des Mutanten nicht näher untersucht werden und ist also noch nicht vollkommen aufgeklärt. Dass Polymorphismus aufrecht erhalten werden kann durch Apogamie, war also schon in den ersten Jahren dieses Jahrhunderts bekannt.

Ein direkter kausaler Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen wurde damals noch nicht angenommen. Ein solcher ist überhaupt nur von wenigen Forschern behauptet worden, insbesondere von Strasburger (1904)

und von Tischler (1908). Sie suchten gerade die Erklärung der Apogamie im Polymorphismus. Die verschiedenen elementaren Arten, speziell von *Alchimilla* und *Marsilia*, glauben sie durch Mutation entstanden. Hand in Hand mit dem Entstehen dieser Mutationen, vielleicht durch mehrmalige Kreuzungen zwischen den neuen Formen, würde die geschlechtliche Fortpflanzungsmöglichkeit vermindert werden und Pollensterilität auftreten. Diese Pollensterilität würde dann wahrscheinlich die Apogamie auslösen, ihr jedenfalls unmittelbar vorangehen. Strasburger meinte, Apogamie würde immer von Pollensterilität begleitet. Dass dieses nicht zutrifft, hat speziell Winkler (1908, p. 428) hervorgehoben. Bei vielen apogamen Pflanzen, wie bei *Thalictrum purpurascens, Hieracium aurantiacum* und *Taraxacum*-Arten findet in genügendem Maasse normale Pollenentwicklung statt, um Befruchtung bewirken zu können. Nachdem Strasburger auf die Tatsache aufmerksam geworden ist, dass sehr viele apogame Species gerade die doppelte Chromosomenzahl besitzen wie die sexuellen Species aus derselben Gattung, schaltete er (1910) einen neuen Faktor in seine Erklärung ein. Mutation begünstigt oft eine Verdoppelung der Chromosomensätze, darum meinte er: „dass starke Mutation, nur wenn sie mit Chromosomenvermehrung zusammengeht, Apogamie fördert" (l. c. p. 430). Die Chromosomenvermehrung brauchte jedoch nicht direkt Geschlechtsverlust veranlassen zu müssen.

Zwischen den genannten Strasburger'schen und Tischler'schen Versuchen, um den Zusammenhang zwischen Polymorphismus und Apogamie aufzudecken, und der genialen Hypothese von Ernst, finden wir mehrere Studien, welche das Problem negativ lösen wollen und es wahrscheinlich zu machen versuchen, dass Apogamie und Polymorphismus oft nur gleichzeitig auftretende Erscheinungen sind, welche keinen anderen direkten Zusammenhang haben als das Aufrechterhalten von Polymorphismus durch Apogamie.

Winkler (1908) hebt hervor, dass es noch sehr viele äusserst polymorphe Gattungen und Species gibt, bei denen nie eine Schwächung der Sexualität festgestelt worden ist [1]). Er glaubt, dass die Beziehungen zwischen Mutation und dem Eintritt von Parthenogenesis oder Apogamie einfach darin zu finden sind, dass bei stark mutierenden Gattungen oder Arten eher als bei durchaus konstanten einmal eine Mutante auftreten könnte, die eben gerade durch die Tendenz zu parthenogenetischer Fortpflanzung charakterisiert ist, oder die so organisiert war, dass bei ihr durch die in ihrem Entstehungsbezirk obwaltenden Aussenbedingungen Parthenogenesis induziert wurde (l. c. p. 440).

Ostenfeld (1910) sieht wohl ein deutliches Verhältnis zwischen Apogamie und Polymorphismus, aber er meint, dass man daraus noch absolut nicht schliessen darf, dass es eine Kausalität zwischen beiden gibt. Aus seinen *Hieracium*-Studien schliesst er: „1) that within *Hieracium* the evolution of new species goes on coincidently with the existence of apogamy; 2) that the new species reach constancy at once just because of the apogamy; 3) that the polymorphism is correlated to the apogamy in such a manner only that apogamy, through the constancy of species, apparently furthers the polymorphism" (l. c. p. 275). Verschiedene Forscher haben in den letzten Jahren dieser Auffassung Ostenfeld's zugestimmt. Böös (1917) hebt hervor, dass Polymorphismus bei Arten mit Kreuzbefruchtung nicht so stark in die Augen fällt, weil hier natürlich keine Konstanz der Formen auftritt. Diese sind durch Uebergänge mit einander verbunden und stark heterozygotisch. Es werden immer wieder neue Formen gebildet und alte verschwinden. Diese Art von Polymorphismus ist eine immer wechselnde

---

[1]) In späteren Jahren ist gerade in verschiedenen sehr polymorphen Gattungen, von denen man früher meinte, dass sie nur sexuelle Fortpflanzung besässen, apomiktische Fortpflanzung gefunden, z.B. bei *Rubus* (Lidforss 1904) und *Rosa* (Rosenberg 1909, Täckholm 1922).

und fällt weniger auf. Bei autogamen Gruppen tritt der Polymorphismus deutlicher hervor, sowohl, wenn die Pflanzen sich im sexuellen Stadium befinden, als auch bei apogamer Fortpflanzung. Werden Heterozygoten, welche durch Kreuzbefruchtung entstanden sind, apogam, so wird bei solchen allogamen Gruppen der Polymorphismus auch deutlicher hervortreten, weil „eine Anzahl Klonen entstehen, die infolge der Parthenogenesis verhindert sind, Kreuzungen mit einander einzugehen". „Es ist hier ersichtlich, dass auf diese Weise der viel umstrittene Polymorphismus bei den parthenogenetischen Pflanzen entstanden ist, wenn sie sich vorher durch Kreuzbefruchtung fortpflanzten" (Böös 1917 P. 26). Diesen Worten wird wohl jeder beistimmen können. Der Zusammenhang zwischen Polymorphismus und Apogamie ist jedoch in so weit nicht scheinbar, als Polymorphismus nie eine so deutlich hervortretende Erscheinung sein würde, wenn er nicht durch Apogamie fixiert und in den Vordergrund gedrängt worden wäre.

Besteht also kein direkter Zusammenhang zwischen beiden, so können sie doch noch indirekt zu einander in Beziehung stehen, sie können z.B. die gleiche Ursache haben. Diese Möglichkeit ist in den letzten Jahren eingehend diskutiert worden, wobei in erster Linie die Frage nach der Entstehungsweise der Apogamie in den Vordergrund getreten ist. Mit dieser Frage haben sich speziell Ernst (1917a, 1917b, 1918), Winge (1917) und Winkler (1920) beschäftigt.

Ernst's Hypothese zur Erklärung der Apogamie durch Bastardierung ist in den letzten Jahren so sehr der Gegenstand lebhafter Diskussionen gewesen, dass hier wohl ihre Allgemeinbekanntheit vorausgesetzt werden darf. Seine Theorie gründet sich ursprünglich auf die Ergebnisse der Untersuchung von *Chara crinita*, aber durch Vergleichung der bekannten Angaben über Hybridismus und Apogamie in vielen Gattungen und durch eingehende Betrachtung der Chromosomenverhältnisse und der Fortpflanzungsanomalien, wie Pseudogamie

und Parthenokarpie, kommt er zu der Schlussfolgerung, dass sehr vieles dafür spricht, dass seine Hypothese nicht nur bei *Chara crinita* zutrifft, sondern auch bei den meisten anderen Fällen von Apogamie im Pflanzenreich. Wenn Bastardierung als direkte Ursache der Apogamie angenommen wird, so kann Polymorphismus auf mehrere Weisen durch solche Bastardierungen entstanden sein. Ernst rechnet hierzu:

"*a.*) Variabilität und Formenreichtum der an der Bastardierung beteiligten Arten.

b.) Verschiedene Kombinationen der elterlichen Merkmale im Entwicklungsgange der aus Heterozygoten zwischen verschiedenen Individuen derselben beiden Elternarten hervorgehenden Bastarde.

c.) Bildung und Fixierung von Formen infolge nachträglicher Aufspaltung und Rückkehr einzelner Bastardindividuen zur geschlechtlichen Fortpflanzung" (L.c.P. 260).

Ungefähr gleichzeitig mit Ernst hat sich auch Winge (1917) für Bastardierung als Ursache der Apogamie und natürlich auch des dadurch verursachten Polymorphismus ausgesprochen. Er achtete noch mehr als Ernst auf die Chromosomenverhältnisse, speziell in den Sporenmutterzellen, wo gerade bei apogamen Pflanzen oft Affinitätsstörungen vorkommen, welche auf eine hybride Entstehungsweise hindeuten.

Dass Bildung von apogamen Arten durch Bastardierung möglich ist, wird jetzt wohl von den meisten Forschern angenommen. Nicht nur die Arbeiten Ernst's und Winge's haben dies sicher gestellt, sondern auch die cytologischen Untersuchungen von Rosenberg (1917), von Holmgren (1919) und speziell die äusserst wichtigen Untersuchungen von Täckholm (1920, 1922) und von Blackburn und Harrison (1921). Ob jedoch immer, wenn im Pflanzenreich Geschlechtsverlust vorliegt, dieser auf Bastardierung

zurückzuführen ist, ist noch sehr fraglich. Winkler (1920) hat Ernst's Bastardierungshypothese für viele Fälle von Apogamie, auch für *Chara crinita* zurückgewiesen. Er ist, speziell durch Untersuchung der Fälle von Apomixis im Tierreich, zu der Ueberzeugung gekommen, dass die Hypothese sicher keine Allgemeingültigkeit hat. In vielen Fällen hat sie jedoch grossen Wert und ist bei ihrer Erklärung jedenfalls sehr gut als Arbeitshypothese zu benutzen.

Die Entstehung der Apogamie durch Bastardierung ist bei denjenigen apomiktischen Pflanzen sehr wahrscheinlich, welche gegenüber sexuellen Arten derselben Gattungen triploid oder tetraploid sind oder noch höhere Chromosomenzahlen besitzen. Und gerade die Tatsache, dass dies sehr oft vorkommt, spricht für Ernst's Hypothese. Zu den zuletzt erwähnten Fällen rechnet Tischler mit Sicherheit schon: 1.) Einige Farnrassen, welche von Farmer und Digby (1907) studiert wurden, nämlich *Dryopteris filix mas* (3 Varietäten), *Scolopendrium vulgare*, *Anthyrium filix femina* (4 Varietäten), weiter *Dryopteris mollis* (Yamanouchi 1907, 1908[a-c]). *Anthyrium filix femina* hat immer die diploide Chromosomenzahl, ist also in der Zygophase (Winkler 1920), während die anderen Farne haploid sind (Gamophase). Diese letzteren sind also nach der Strasburger'schen Nomenclatur nicht apogam sondern parthenogenetisch. 2.) *Thalictrum purpurascens* (Overton 1902, 1904). 3.) *Alchimilla sectio Eualchimilla* (Murbeck 1901, 1902, Strasburger 1904). 4.) Verschiedene *Rosa*-arten (Blackburn und Harrison 1921, Täckholm 1920, 1922). 5.) *Wikstroemia indica* (Winkler 1904, 1906, Strasburger 1909[a-b]). 6.) mehrere Compositen: *Antennaria alpina* (Juel 1900), *Taraxacum „officinale"* (Raunkiaer 1903, Murbeck 1904, Juel 1904, 1905, Rosenberg 1909[a]). *Eupatorium glandulosum* (Holmgren 1919), *Hieracium sectio Archieracium* (Ostenfeld und Raunkiaer 1903, Murbeck

1904, Juel 1905, Rosenberg 1906, 1907, 1909[a], 1917, Ostenfeld 1904[a-b], 1906, 1910, 1912, 1921). 7.) *Burmannia coelestis* (Ernst 1909, Ernst und Bernard 1912). (cf. Tischler 1922. p. 615—616).

Es gibt jedoch noch verschiedene andere obligat oder fakultativ apomiktische Pflanzen, bei denen mit genügender Sicherheit Entstehung durch Bastardierung angenommen werden darf. Diese kann m. E. auch sicher angenommen werden bei *Taraxacum albidum* (Ikeno 1910, Osawa 1913), bei *Erigeron annuus* (Tahara 1915, Holmgren 1919), bei dem partiell aposporen *Hieracium excellens* (Rosenberg 1917) und bei den Kleinarten von *Rosa canina*, welche Täckholm (1922) vor kurzem eingehend untersuchte, während bei anderen noch sehr wenig bekannt ist über die Entstehung ihrer Apogamie, speziell weil ihre Chromosomenzahlen nicht so deutlich auf hybriden Ursprung hinweisen. Auch bei diesen ist jedoch eine solche Entstehung nicht ausgeschlossen. Es scheint mir, das Ernst's Hypothese nicht nur für fast alle Fälle von Apogamie eine sehr schöne Arbeitshypothese ist, sondern auch sehr klar den Weg andeutet, welcher eingeschlagen werden muss, wenn man den Ursprung des Polymorphismus, wo dieser mit Apogamie zusammen vorkommt, finden will.

Die unten aufgeführten Untersuchungen werden zeigen, dass auch bei elementaren Arten der sehr polymorphen Sammelspecies *Erophila verna* Apogamie vorkommt. Nachdem ich das Gefundene mitgeteilt habe, hoffe ich im VII. Kapitel zu erörtern, wie m. E. dieser neue Fall den Theorien über Polymorphismus und Apogamie gegenüber steht, und ob es möglich ist, mit Ernst's Hypothese diese Apogamie zu erklären.

KAPITEL II.

Das Material.

Es gibt in den Niederlanden, ebenso wie in allen anderen Ländern Mittel-Europa's, sehr viele verschiedene Kleinarten von *Erophila verna*. Es wäre zwecklos, die vielen Sub-Species, welche in einem bestimmten Gebiet vorkommen, genau bis in alle Finessen zu beschreiben, denn auch mit sehr genauen Beschreibungen ist es unmöglich, mit Sicherkeit festzustellen, ob neugefundene Kleinarten mit schon beschriebenen identisch sind. Die Unterschiede sind oft so gering, dass zwei Exemplare von erblich verschiedenen Kleinarten neben einander gelegt werden müssen, damit die Differenzen sich scharf von einander abheben. Die Beschreibungen nach den üblichen Merkmalen sind dann oft noch gleichlautend, und es müssen Merkmale wie Farbentönung und mittleres Länge- und Breite-Verhältnis der Blätter, Intensität der Behaarung usw. herangezogen werden, damit es möglich wird, andere Exemplare mit der beschriebenen Kleinart zu identifizieren. Solche Merkmale können jedoch nie scharf genug hervorgehoben werden. Es gibt aber noch einen zweiten Grund, weswegen präzise Beschreibungen sehr wenig Zweck haben. Bis jetzt wurden Kleinarten von *Erophila* aus Frankreich und aus verschiedenen Teilen Deutschlands beschrieben und fast alle gefundenen Kleinarten waren verschieden. De Bary glaubte einige von seinen Kleinarten mit Jordan'schen identifizieren zu können, er fand jedoch auch viele ganz neue. Auch die von Rosen

bei Breslau gefundenen *Erophila's* waren neue Formen. Bei den von mir in den Niederlanden gefundenen Pflanzen, konnte ich keine einzige finden, welche ganz mit den von Jordan und Rosen beschriebenen übereinstimmte. Obwohl überall wieder andere Kleinarten vorkommen, ist es nicht vollkommen ausgeschlossen, dass eine bestimmte Kleinart durch Verschleppung an weit von einander entfernten Orten auftritt. Eine solche Verschleppung ist jedoch noch nie sicher festgestellt worden. Auch die Tatsache, dass Kleinarten, welche beisammen gefunden werden, einander meistens sehr ähnlich sind, weist auf eine Entstehung am Fundort hin. Wenn wirklich alle *Erophila*-Kleinarten dort, wo sie gefunden wurden, entstanden sind, so ist es sogar sehr natürlich, dass diese Formen fast immer verschieden sind, und dann ist es zwecklos, sie in Einzelheiten zu beschreiben. Werden später andere Kleinarten gefunden, so ist die Möglichkeit minimal, dass diese Kleinarten schon eher gefunden und beschrieben worden sind. Und wenn wirklich Identität besteht, so kann diese sicherlich nicht den unbedingt mangelhaft bleibenden Beschreibungen entnommen werden,

Wenn ich hier einige Merkmale der wichtigsten von mir untersuchten Kleinarten anführe, so will ich damit die Pflanzen nicht systematisch beschreiben, sondern nur zeigen, wie nahe die Kleinspecies einander stehen. Speziell soll hervorgehoben werden, wie deutlich intermediair *E. confertifolia* zwischen den beiden anderen Kleinarten ist. Dadurch war es möglich, dass diese Kleinart sehr lange als Bastard angesehen wurde. In diesem Fall haben die äusseren Merkmale jedoch irre geführt. Um vor Bastardbestimmung nach intermediairen Merkmalen zu warnen, werde ich die drei Kleinarten hier ziemlich eingehend beschreiben.

Zwei dieser Kleinarten stammen aus der Nähe von Bennebroek (Provinz Noord-Holland), wo sie auf magerem, sandigem Boden wuchsen, die dritte, *E. confertifolia*, fand

Dr. Lotsy in der F_1-Generation seiner Kreuzungsversuche zwischen *E. cochleoides* und *E. violaceo-petiolata*. Sowohl Dr. Lotsy wie auch ich selbst nahmen sehr lange an, dass sie ein wirklicher Bastard war, bis die cytologische Untersuchung dies als unmöglich erkannte.

Erophila cochleoides Lotsy ist eine sehr klein bleibende Pflanze; der Durchmesser ihrer ausgewachsenen Blattrosette ist um die Hälfte kleiner als derjenige der beiden anderen Kleinarten. Die Rosette ist stark beblättert mit kurzen, glänzenden, fleischigen, dunkelgrünen Blättern, welche eine eirunde Lamina und einen kurzen Stiel besitzen. Blattzähne sind nur an sehr alten Blättern vorhanden. Die kräftigen Blütenschäfte bleiben kurz und tragen Inflorescenzen mit sehr vielen Blüten, welche geöffnet ziemlich gross sind. Die Kelchblätter sind klein und rundlich; sie werden früh gelb. Die Petala, zweimal so gross wie die Sepala, sind bis zur Hälfte gespaltet. Reife Schötchen werden frühzeitig braun und stehen horizontal ab. Die ganze Pflanze ist Rosen's *E. cochleata* sehr ähnlich, nur ist letztere Kleinart lange Zeit sehr arm an Haaren, während *E. cochleoides* sich durch äusserst reichliche Behaarung auszeichnet, sogar schon bei den Keimlingen. Die Haare sind vielgestaltig, drei- und vierstrahlige überwiegen, es kommen jedoch auch zwei- und fünfstrahlige vor. Viele Haare sind schlaff und gebogen. Nach ihrem ganzen Habitus gehört *E. cochleoides* den „scaposae" (Rosen 1911) an.

Erophila confertifolia hat eine dichte Rosette von verkehrt-eilanzettlichen, matthellgrünen Blättern. Diese haben einen schmalen, jedoch nicht sehr langen Stiel und sind mit einigen kleinen Zähnen versehen. Die Blätter sind beinahe zweimal so lang wie diejenigen von *E. cochleoides*. Die Blütenschäfte sind viel länger und schlaffer als bei der vorigen Kleinart und biegen sich schon frühzeitig unter der Last reichblütiger Inflorescenzen. *E. confertifolia* gehört zu Rosen's „flexuosae". Die Blüten sind klein und besitzen

schmale Petala, welche nur wenig grösser als die stark behaarten Sepala und bis über die Hälfte gespaltet sind. Die Schötchen sind klein mit keulenförmigem Umriss. Die Behaarung der Blätter und Schäfte ist nicht so stark wie bei *E. cochleoides*, aber die gleichen Haarformen kommen vor. Die Haare sind kurz und gegen Blatt und Schaft angedrückt.

Erophila violaceo-petiolata Lotsy, ist die weitaus grösste Kleinart von allen, welche gefunden worden sind. Ihre Blätter sind dünn, hellgrün und kraftlos. Sie schmiegen sich schon frühzeitig dem Boden an und bilden eine weitläufige Rosette, welche, wenn die Pflanzen frei stehen, einen Durchmesser von 10—12 cM. haben kann. Die Blattlaminae sind verkehrt-lineal-lanzettlich, allmählich in den Blattstiel verlaufend und haben eine durch treppenförmige Bezahnung zugeschärfte Spitze. Aus der Rosette treten viele lange aber kraftlose Blütenschäfte hervor („flexuosae"). Die Inflorescenzen sind arm an Blüten, aber die Blüten selbst sind sehr gross. Die Kronblätter können mehr als zweimal so gross werden wie die Kelchblätter und sind sehr tief gespaltet. Die Schötchen werden gross und runzelig, die Behaarung ist spärlich. Die Blatthaare sind meistens zwei- oder dreistrahlig, einfache Haare sind jedoch auch nicht selten.

Im allgemeinen bilden diese drei Kleinarten eine Reihe, deren Glieder gleich weit auseinanderstehen mit *E. confertifolia* in der Mitte.

Die Behaarung darf bei *Erophila*-Kleinarten sicher nicht systematisch verwertet werden. Die Dichte is meistens wohl bei allen Individuen einer Kleinart dieselbe, aber sie variiert sehr mit dem Alter, während sie auch nicht an allen Teilen der Pflanze gleich ist. Keine der Kleinarten besitzt eine eigene, sehr aparte Haarform. Bei allen kommen wohl zwei- bis vierstrahlige Haare vor, sehr oft auch einfache und fünfstrahlige. Nur die am allgemeinsten vorkommende Haarform ist bei verschiedenen Kleinarten eine andere.

Die Merkmale, welche für die Kleinarten-Unterscheidung wichtig sind, speziell die Blattform, treten bei Kultur in einem Gewächshaus viel deutlicher hervor als draussen am natürlichen Standort. Rosen (1911) macht darauf aufmerksam, dass sie in gedämpftem Licht und bei feuchter Luft charakteristischer hervortreten. Die gleiche Beobachtung konnte ich auch machen und ferner, dass von zwei Pflanzen im gleichen Alter und auf genau derselben Mischung von Erde und Sand, wovon jedoch die eine im Gewächshaus und die andere im Garten gezüchtet wird, die erstere viel grösser wird, sich jedoch weniger kräftig entwickelt als die letztere. Pigmentflecke, wie Rosen sie bei verschiedenen Kleinarten bemerkte, kamen nur an der Basis der Blattlamina bei *E. violaceo-petiolata* vor. Im gedämpften Licht im Wärmhaus traten sie nie auf, auch nicht im kalten Vegetationshaus bei erheblich viel direktem Sonnenlicht. Die Blätter der genannten Kleinart brachten 1921 und 1922 auch im Garten nur ganz kleine, kaum sichtbare rote Flecke unten an der Lamina hervor, während 1923 schon eine Woche später, nachdem ein Teil der Pflanzen hinausgesetzt wurde, die rote Farbe viel stärker hervortrat. Zu Beginn der Blütezeit war von den meisten Blättern mehr als die Hälfte der Lamina purpurrot. Die beiden anderen Kleinarten wiesen nie Pigmentflecken auf. Das Pigment tritt also bei *E. violaceo-petiolata* nur auf, wenn sie in direktem Sonnenlicht steht. Das Licht darf jedoch nicht zu stark sein, denn die fast pigmentlosen Pflanzen von 1921 und 1922 bekamen viel mehr Sonnenlicht als die purpurrot pigmentierten Pflanzen von 1923. Gerade in diesem Jahr war der Himmel während der Blütezeit fast andauernd bedeckt. Die Pigmentierung bei einigen Kleinarten ist wohl ein erbliches Merkmal, aber sie ist sehr modifizierbar. Auch in anderen Beziehungen zeigten die unter verschiedenen Bedingungen kultivierten *Erophila*'s deutliche Modifikationen.

Die reifen Schötchen der verschiedenen Kleinarten zeigen auch beträchtliche Unterschiede. Bei *E. cochleoides* sind sie länglich oval mit rundem Umriss. Sie enthalten 44—48 Samen. Die Schötchen von *E. confertifolia* haben dieselbe Grösse und Gestalt wie die Vorhergenannten, nur stehen sie nicht horizontal, sondern hängen im reifen Zustand meistens vertikal herunter. Sie haben 47—53 Samen. *E. violaceo-petiolata* schliesslich zeichnet sich durch sehr grosse, runzelige Schötchen aus, welche 51—58 Samen enthalten.

Die Keimung der Samen geht sehr schnell vor sich. In eine feine Erde-Sandmischung gesät, waren nach drei bis vier Tagen schon die ersten Keimlinge von *E. confertifolia* zu sehen. *E. violaceo-petiolata* braucht hierzu meistens zwei Tage länger, während *E. cochleoides* wohl 10 Tage auf sich warten lässt. Um den Keimungsprozentsatz der Samen zu untersuchen, wurden von jeder der drei Kleinarten 200 Stück, welche hierzu nicht speziell ausgesucht waren, in grosse Töpfe, gleiche Erde-Sandmischungen und unter gleichen Bedingungen gesät. *E. cochleoides* ergab 143 Keimlinge aus 200 Samen, *E. confertifolia* 192 und *E. violaceo-petiolata* 164. In jeder Beziehung zeigte sich also *E. confertifolia* als die kräftigste. Auch blühte sie viel eher als die anderen Kleinarten. *E. cochleoides* blüht sehr spät. Die Beobachtung Rosen's, dass die „flexuosae" eher blühen als die „scaposae", wurde also bestätigt. Bildungsabweichungen, welche Rosen häufig auftreten sah, wie rudimentäre Blüten mit mangelhaften Sepala und Petala, Keimpflanzen mit drei Kotyledonen usw. wurden nie beobachtet. Es wurde jedoch auch nicht speziell nach solchen Abweichungen gesucht, sodass ihr Vorkommen nicht ausgeschlossen ist, aber bestimmt treten sie nicht oft auf.

Wenn die ersten Blütenschäfte frühzeitig abgeschnitten werden, so treten schon einige Tage später verschiedene andere hervor, wenigstens eine Woche eher als sonst. Die

Pflanzen blühen dann auch reichlicher, als wenn die ersten Schäfte nicht abgeschnitten sind. Eine *E. violaceo-petiolata*-Pflanze z. B., deren erste zwei Blütenschäfte abgeschnitten waren, blühte eine Woche später an 18 Schäften, obwohl es von diesen im normalen Falle eigentlich nur 8—11 gibt.

Abweichende biologische Besonderheiten wurden nicht beobachtet. Die Blüten öffnen sich an schönen Tagen schon ungefähr eine halbe Stunde nach Sonnenaufgang. Von den Bestäubungsverhältnissen wird im nächsten Kapitel noch die Rede sein. Insekten fand ich in den Blüten nie. Müller (1873) und Rosen (1889) geben jedoch verschiedene Bienenarten und Fliegen als Besucher an, so dass meine in dieser Hinsicht negativen Beobachtungen wohl auf Zufall beruhen werden. Selbstbestäubung tritt schon auf, bevor die Blüte sich zum ersten Mal öffnet. So wie Rosen (1911 P. 397) mitteilt, kann diese erste Bestäubung recht gering bleiben. Auf dem Stempel von Knospen, welche kurz vor dem Aufblühen fixiert waren, wurde von mir mikroskopisch fast immer das Vorhandensein von Pollen festgestellt.

Ausser den drei genannten und näher untersuchten Kleinarten, wurden an verschiedenen Orten in den Niederlanden noch viele andere Sub-Species von *Erophila verna* gefunden, immer auf magerem Sandboden. Ueberall, wo sie in grösseren Mengen gefunden werden, kommen mehrere Kleinarten nebeneinander vor. Im neuen Botanischen Garten der Universität Utrecht, „Cantons Park" zu Baarn, fand ich von vier Kleinarten Tausende von Exemplaren zusammen. Die Kleinarten wuchsen alle vier auf eigenen Stellen, von einander abgesondert, jedoch nicht weiter als einige Meter von einander entfernt. Es sind grossblütige Arten, eine jedoch durch Blattform abweichend, eine andere durch tiefgrüne Farbe usw. Auch an anderen Orten konnte ich feststellen, dass die zusammen vorkommenden Kleinarten sehr nahe mit einander verwandt sind.

Weil ich zufällig über Samen von *Draba hirta* verfügen konnte, welche Dr. G. J. van Oordt von einer Expedition nach Spitzbergen mitgebracht hat, versuchte ich, diese *Draba*-Art in die Untersuchung mit aufzunehmen. Leider gelang es mir jedoch nicht, diese Art, welche in Spitzbergen Ende Juli blüht, zur Blüte zu bringen. Die Pflanzen bekamen einen ganz anderen Habitus wie die von Spitzbergen mitgenommenen Elternpflanzen, sie waren viel grösser und hatten eine hohe, äusserst lockere Blattrosette, welche normal dicht und gedrungen ist. Nachdem die Pflänzchen sich von März bis Februar des nächsten Jahres, in den Wintermonaten im Gewächshaus, sehr üppig vegetativ entwickelt hatten, gingen sie ein, ohne geblüht zu haben.

KAPITEL III.

Experimentelles.

Als Dr. Lotsy vor einigen Jahren *Erophila's* in Kultur nahm, versuchte er zuerst herauszufinden, ob es möglich sei, die so sehr kleinen Blüten zu kastrieren. Dies war Rosen nicht gelungen. Lotsy hatte jedoch das Glück, über einige ziemlich grossblütige Kleinarten verfügen zu können. Die Kastration gelang ihm bei *E. cochleoides*. Er belegte die Narben verschiedener kastrierter Blüten reichlich mit Pollen von *E. violaceo-petiolata*. Aus dieser Kreuzung erhielt er 201 Nachkommen. Hiervon waren 200 Exemplare reine *E. cochleoides*, nur mit kleinen Modifikationen, welche bei *Erophila* immer auftreten. Neben diesen 200 der Mutter gleichen Exemplaren trat eine abweichende Pflanze auf, eine intermediaire Form, welche als Bastard angesehen wurde und auch wirklich vollkommen den Typus eines Bastardes zwischen den beiden benutzten Elternpflanzen besass. Seitdem (1920) haben alle Pflanzen, auch die intermediaire Form, konstante Nachkommen geliefert. Diese Ergebnisse brachten Dr. Lotsy zu der Ueberzeugung, dass hier apomiktische Fortpflanzung im Spiel sei und dass dies vielleicht auch der Fall bei einigen von Rosen benutzten Kleinarten gewesen ist. Sicher zu entscheiden ist die Frage der Apomixie nur durch cytologische Untersuchung, weshalb Dr. Lotsy mich bat, diese ausführen zu wollen. Wenn die Apomixie obligat ist, so könnte ein zweites Problem dazu kommen, nämlich

das Problem der Entstehung von der intermediairen Form. Die Cytologie hat jedoch den Beweis erbracht, dass die intermediaire Form sicher kein Bastard ist. Darum glaube ich, dass diese vollkommen konstant bleibende Form ein Individuum einer dritten Kleinart ist, welche ich, wegen der äusserst dichten Rosette *E. confertifolia* nennen möchte. Ein besonderes Problem der Entstehung dieser Pflanze besteht also nicht. Wie sie jedoch in die F_1-Aussaat, welche in einem insektenfreien Gewächshaus gezüchtet wurde, hineingekommen ist, steht noch nicht fest.

Rosen hat Kreuzungsversuche gemacht, bei denen er nicht kastrierte, sondern die Narben sehr frühzeitig reichlich mit fremdem Pollen belegte. Er bekam in vielen Fällen jedoch ausschliesslich der Mutter gleiche Pflanzen. Lotsy hat wohl kastriert und die Narben nachher mit fremden Pollen belegt. Er bekam auch nur der Mutter gleiche Individuen. Das neue in seinen Versuchen war also die Tatsache, dass auch kastrierte Blüten sich bei Kreuzungsversuchen so verhielten wie die nicht kastrierten von Rosen. Aus diesen Ergebnissen meint Lotsy schliessen zu können dass hier Apogamie aufgetreten ist. Das Wort Apogamie benutzt er dabei in seiner weitläufigsten Bedeutung, also identisch mit Apomixie. Welche Art von Apomixie auftritt, kann natürlich nur durch cytologische Untersuchung erkannt werden.

Die Resultate Lotsy's machten es unbedingt sehr wahrscheinlich, dass Apogamie im Spiel ist. Ich kann jedoch nicht vollkommen mit ihm einverstanden sein, wenn er meint, seine Versuche haben die Apogamie schon bewiesen. M. E. darf man, abgesehen von cytologischen Untersuchungen, nur mit Sicherheit auf apomiktische Fortpflanzung schliessen, wenn die Blüten, nachdem sie kastriert und gleich nachher isoliert werden, dennoch Samen liefern. In vorliegendem Fall wurde nach der Kastration mit fremdem Pollen bestäubt. Mit absoluter Sicherheit darf also nicht

auf Apogamie geschlossen werden. Aber die Wahrscheinlichkeit war schon nach Lotsy's Versuchen gross, und die Vermutung also sehr berechtigt.

Nachdem im Frühling 1921 mehrere Exemplare der drei beschriebenen Kleinarten in ein Gewächshaus im Botanischen Garten zu Utrecht gebracht worden waren, versuchte ich selbst auch, die Kastration zustande zu bringen. Hierzu wurden junge Pflanzen genommen, welche erst ein oder zwei Blütenschäfte besassen. Alle offenen Blüten und die gesamten Knospen wurden entfernt ausser zwei oder drei älteren Knospen, welche ungefähr gleich alt waren und schon so gross, dass sie bald aufblühen würden.

Die Kastration von *Erophila* ist sehr schwierig. Die Bestäubung beginnt meistens schon in der noch geschlossenen Knospe. Ueber die Bestäubungsverhältnisse teilt Rosen (1911) Folgendes mit: „Die Staubbeutel stehen in der aufrechten, reifen Knospe etwas höher als die Narbe. Da sich die Antheren nach innen öffnen, so wird meist schon vor dem Aufblühen etwas Pollen auf die randständigen Papillen fallen. Wenn sich gegen Mittag die Blüte wieder schliesst, so hat die Narbe die Höhe der Antheren erreicht oder überschritten" (l. c. p. 387). Ich konnte die Bestäubung meiner *Erophila's* genau beobachten und stellte einige Tatsachen fest, welche etwas von Rosen's Mitteilungen abweichen. Werden von einer geschlossenen Knospe kurze Zeit, ja sogar noch eine Stunde vor dem Aufblühen, die Sepala und Petala frei präpariert, so ist es deutlich zu sehen, dass die Antheren noch kürzer sind als der Fruchtknoten. Am Tage des Aufblühens, das an sonnigen Tagen sehr früh morgens kurz nach Sonnenaufgang geschieht, fangen die Antheren ungefähr eine halbe bis eine Stunde vorher an, schneller zu wachsen. Sie wachsen an dem Rand der Narbe vorbei; die Pollenhöcker haben sich inzwischen introrsgeöffnet, und die ersten Körner kleben zwischen den Narbenpapillen fest. Kurz nachher öffnet sich die Blüte

zum ersten Male. Bei dieser Bestäubung war der Kontakt zwischen Narbe und Antheren nur sehr lose. Eine zweiter Kontakt und eine zweite Bestäubung finden erst am Nachmittag statt. Narbe und Antheren sind dann meist gleich hoch. Hierüber schreibt Rosen (1911 p. 387): „Die Kronblätter, welche in der offenen Blüte fast um 90° nach aussen gebogen waren, strecken sich gerade und legen sich dem Fruchtknoten an. Hierdurch können die Staubbeutel der Narbe unmittelbar angepresst werden, erreichen sie aber nicht mehr die Höhe der Narbe, so kommt natürlich keine Selbstbestäubung zustande, falls die Blüte in ihrer aufrechten Stellung verbleibt. Einige unserer Kleinspecies zeigen aber die Eigentümlichkeit, sich während des Schliessens zu neigen". Diese Beobachtungen Rosen's kann ich vollkommen bestätigen. Am ersten Tag nach dem Aufblühen schliessen die Blüten sich sehr bald wieder. Eine solche junge geschlossene Blüte ist einer wirklich geschlossenen Knospe sehr ähnlich. Nur ist bei ersterer die Narbe schon voll bestäubt, während wirkliche Knospen vor dem Aufblühen nur Pollenkörner am Rand tragen können.

Die Schwierigkeit der Kastration hat verschiedene Gründe. Wenn von einem Blütenstand alle Blüten und Knospen weggeschnitten sind ausser zwei oder drei, welche für die Kastration benutzt werden, so werden diese letzteren nicht mehr in der Gesamtheit des Blütenstandes festgehalten, sondern sie stehen ganz frei von einander auf zarten, fragilen Stielchen. Eine nur schwache Berührung mit Pinzette oder Nadel genügt, um die Knospen abfallen zu lassen. Ist man so weit, dass Narbe und Antheren frei liegen und hat man das Glück gehabt, eine Blüte zu treffen, welche wirklich sehr bald nachher aufblühen würde, dann sind auch die Pollenkörner so dick und reif, dass schon ein kleiner Stoss genügt, damit die Pollensäcke sich öffnen und die Pollenkörner freikommen, und die Kastration ist misslungen! Die allergrösste Schwierigkeit ist jedoch, dass

wenn die Knospen zu früh geöffnet werden, die ganze Blüte ihre weitere Entwicklung meistens einstellt. Nur einmal ist es mir gelungen, eine am Abend vor dem Aufblühen geöffnete Knospe zur weiteren Entwicklung zu bringen. Nur wenn die Knospen morgens früh vor Sonnenaufgang und bevor die Antheren mit ihrem schnelleren Wachstum anfangen, geöffnet und kastriert werden, kann man auf guten Erfolg rechnen. Wenn am Tag vorher die Antheren schon fortgenommen waren, so wurden oft die Narben nicht mehr reif, nicht mehr klebrig und also nicht empfängnisfähig. Die Fruchtknoten sahen dann bald sehr verkümmert aus und starben frühzeitig ab. Die Oeffnung der Knospen und die Kastration muss also stattfinden, wenn die Narbe schon fertig ist, um Pollenkörner zu empfangen, und wenn die Antheren bald mit ihrem schnelleren Wachstum und mit der Oeffnung ihrer Säcke anfangen werden, also frühmorgens, kurz vor oder gleichzeitig mit Sonnenaufgang.

In dieser Weise ausgeführt, gelangen mir Oeffnung und Kastration einige Male sehr gut. Die Blüten setzten ihre Entwicklung fort, und kein einziges Pollenkörn kam bei den Manipulationen frei. Das ganze Pflänzchen wurde unter den Objekttisch der Binokulärlupe gesetzt und Kelch und Krone mit einem scharfen Skalpell geöffnet. Eine Präpariernadel wurde vorsichtig zwischen Filament und Fruchtknoten gebracht, damit die Antheren nicht bei ihrer Entfernung noch aufreissen und Bestäubung bewirken würden. Zwischen dieser und einer zweiten Nadel wurde das Filament durchgedrückt und die Anthere mit einer feinen Pinzette entfernt. So gelang die Kastration sogar noch eine halbe Stunde, bevor die Blüte sich sonst selbst bestäubt hätte. Die hellgelben Pollenkörner sind mit der Lupe sehr deutlich auf der grünen Narbe zu entdecken, so dass gleich kontrolliert werden konnte, ob die Narbe wirklich völlig pollenfrei war.

Im Anfang wurden die Blüten, nachdem sie für Kreuzungsversuche mit fremdem Pollen bestäubt waren, in dünnen Gaze- oder Seidesäckchen isoliert. Eine solche Isolierung ist jedoch nie vollkommen einwandfrei, weil die Blüten sich nicht unter normalen Aussenbedingungen entwickeln. Darum wurden die kastrierten Pflanzen auch einige Male frei in andere Gewächshäuser oder geschützte Teile des Gartens gesetzt. Dieses konnte geschehen, weil im Botanischen Garten zu Utrecht und in seiner Umgebung ganz und gar keine *Erophila's* wild wachsen und alle nicht kastrierten Pflanzen in einem gut abgeschlossenen Teil der Gewächshäuser beisammen standen. Die Narben wurden auch noch regelmässig kontrolliert, aber sie blieben pollenfrei.

Um selbst auch die Kreuzung *E. cochleoides* × *violaceo-petiolata* auszuführen, kastrierte ich im Ganzen 16 Blüten von *E. cochleoides* und belegte die Narben reichlich mit Pollen von *E. violaceo-petiolata*. Es zeigte sich schon bald, dass die Kastrationstechnik nicht so gut gewesen war, wie sie eigentlich sein sollte. Vier der Blüten entwickelten sich überhaupt nicht weiter; sie waren wahrscheinlich zu früh geöffnet und kastriert worden. Aber auch von den anderen 12 waren sicher viele, wenn nicht alle, beim Präparieren etwas beschädigt. Drei Blüten setzten ihre Entwicklung wohl einige Zeit fort, erreichten jedoch die normale Grösse einer erwachsenen Blüte nicht. Die Fruchtknoten wurden bald braun und vertrockneten. Sie sind unbedingt beschädigt gewesen. Es blieben also 9 Blüten übrig, unter 5 Pflanzen verteilt. Die Fruchtknoten fingen bald an, dick zu werden, so dass doch noch eine gute Ernte erwartet wurde. Während eines Gewitters wurden von zwei Pflanzen, welche im Garten standen, die 4 Fruchtknoten weggeschlagen. Die anderen 5 Blüten blieben intakt und lieferten reife Früchte, welche nicht so gross wurden wie bei nicht kastrierten Pflanzen. Ausserdem waren sie sehr runzelig und sahen schlecht aus. Nachdem sie getrocknet waren, zeigte sich,

dass zwei Früchte jede nur 4 gesund aussehende Samen enthielten, eine 7, eine 9 und die letzte 19, so dass im Ganzen 43 Samen geerntet wurden. Dass die Früchte nicht samenreicher waren, ist sicher eine Folge der Kastrationsmethode. Die 43 Samen wurden im nächsten Jahr ausgesät, es entstanden 31 Keimlinge, von denen 2 Kümmerlinge blieben. Die übrigen 29 Pflanzen waren alle normale *E. cochleoides*-Exemplare.

Auch wurde versucht, die reziproke Kreuzung, *E. violaceo-petiolata* × *cochleoides* auszuführen, jedoch nur bei wenigen Blüten. Die Kastration von *E. violaceo-petiolata* ist bequemer als die der beiden anderen Kleinarten, weil die Blüte grosser ist und weil die Kelchblätter bequemer frei zu präpariren sind, die Antheren haben dann mehr Raum und liegen nicht so dicht den Fruchtknoten angepresst. Das Resultat dieses Kreuzungsversuches waren im Ganzen nur 16 Samen, welche 12 ausgewachsene Pflanzen hervorbrachten, alles Exemplare von *E. violaceo-petiolata*. Ausserdem wurden noch folgende Kreuzungen versucht: *E. confertifolia* × *cochleoides*, *E. cochleoides* × *confertifolia*, und *E. violaceo petiolata* × *confertifolia*. Die Kastration von *E. confertifolia* ist äusserst schwierig. Die vier aus den zuerst genannten Kreuzungsversuchen erhaltenen Samen brachten wieder *E. confertifolia* hervor. *E. cochleoides* × *confertifolia* ergab überhaupt kein Resultat, während *E. violaceo-petiolata* 8 Tochterindividuen lieferte, alle wieder der Mutter gleich.

Meine Kreuzungsversuche hatten also dasselbe Resultat wie Lotsy's Versuch. Während er jedoch über eine F_1-Generation von 201 Individuen verfügen konnte, sind die Zahlen meiner Tochtergenerationen bedeutend geringer. An sich hätten sie wenig Wert, wenn sie nicht weiter ausgedehnte Versuche bestätigten. Nach Lotsy's Arbeit sind sie jedoch wertvoller, speziell auch, weil sie darauf hindeuten, dass dieselben Erscheinungen von *E. cochleoides* auch bei anderen Kleinarten auftreten.

Sicherheit, welche Art von eventueller Apomixie hier im Spiel ist, konnte natürlich nur ausschliesslich durch cytologische Untersuchungen erbracht werden. Absolute Sicherheit, ob wirklich Apomixie auftritt, könnte auch gegeben werden, wenn kastrierte und gleich nachher, ohne Fremdbestäubung, isolierte Blüten Samen hervorbringen. Im Anfang waren keine Versuche angestellt worden, um dies zu untersuchen, weil alle kastrierten Blüten für Kreuzungsversuche benötigt waren. Sowohl 1922 als auch 1923 wurden jedoch noch einige Blüten mit diesem Ziel kastriert und isoliert. Nachdem die Apogamie schon durch cytologische Untersuchungen festgestellt worden war, wurden diese Versuche doch weitergeführt, um zu prüfen, ob vielleicht Pseudogamie im Spiel sein könnte. Vielleicht wäre die Bestäubung notwendig, um die apomiktische Entwicklung auszulösen. Eine solche Entwicklungserregung wird, wie bekannt, angenommen bei *Rubus nemoralis* (Lidforss 1914) und bei *Zygopetalum Mackayi* Hook (Suessenguth 1923). Ernst (1918) meint, dass sie auch auftritt bei *Thalictrum purpurascens* (Overton 1904), bei *Atamosco texana* (Pace 1913) und bei *Primula kewensis* (Pellew u. Durham 1916).

Leider sind den Isolierungsversuchen keine sicheren Resultate zu entnehmen. Es wurden 1922 vier Pflanzen, jede mit drei kastrierten Blüten, isoliert. Die Fruchtknoten wuchsen wohl weiter und wurden etwas dicker als die an zu früh geöffneten Blüten, gingen jedoch bald ein. Sie waren dann noch so klein, dass unmöglich festgestellt werden konnte, ob die Weiterentwicklung der Samenanlagen schon angefangen hatte. Die Versuche wurden 1923 mit 8 Blüten wiederholt, wieder mit demselben Resultat. Die Folgerung, dass wirklich die Bestäubung für die Entwicklung nötig ist, darf jedoch nicht gezogen werden, weil bei der äusserst schwierigen Kastration kleine Beschädigungen grosse Folgen haben können und dadurch ganz andere Resultate

auswirken. Die Möglichkeit, dass die Bestäubung als Reiz notwendig ist, scheint mir dennoch nicht ausgeschlossen zu sein.

Versuche, Pollenkörner künstlich zur Keimung zu bringen, werden im VI Kapitel behandelt, wo auch ihre Enstehung und ihr weiteres Verhalten beschrieben werden.

KAPITEL IV.

Methodik und allgemeine cytologische Ergebnisse.

---

§ 1. Methodik.

Die Blütenknospen, in welchen die Reduktionsteilungen von Embryosackmutterzelle und Pollenmutterzelle stattfinden, sind bei *Erophila* so ausserordentlich klein, dass es unmöglich ist, solche ganz jungen Knospen einzeln zu behandeln. Im Stadium der Pollenmutterzellteilung sind sie nicht grösser als einen halben Millimeter im Durchmesser und während der Embryosackmutterzellen-Entwicklung höchstens doppelt so gross. Auch im Paraffinblöckchen können sie nicht einzeln geordnet werden. Darum wurden immer ganze Blütenstände fixiert, eingebettet und geschnitten. Dies hat auch den Vorteil, dass sich in jedem Schnitt Teile von verschieden alten Knospen befinden. Die Schnittserien müssen jedoch sehr gross sein, denn in vielen Schnitten befindet sich kein einziges erwünschtes Stadium.

Von den Fixiermitteln ergab Carnoy's Chloroform — Alkohol — Eisessig die besten Resultate. Auch Juel's Gemisch und Alkohol (3) — Eisessig (1) waren sehr gut verwendbar, aber die Fixierung der Chromosomen ist nicht so gut wie mit Carnoy's Gemisch. Schwache Flemming war unbrauchbar. Die Fixierung des Plasmas liess sich hiermit wohl sehr gut machen, aber die Farbungsunterschiede treten sehr undeutlich hervor, auch mit den schönsten Farbungsmitteln. Die Schnitte wurden mit einem Mikrotom

von Reinhold Giltay, nach Einbettung in Paraffin, gemacht. Die meisten Schnitte wurden mit einer Dicke von 5μ gemacht, für Embryosackschnitte und für Pollenmutterzellen genügt $7^1/_2$—10μ.

Als Färbungsmittel wurde Heidenhain's Eisenhaematoxylin benutzt, womit wesentlich schönere Präparate erzielt wurden als mit Safranin und mit Flemmming's dreifacher Färbung. Die Chromosomen färbten sich am schönsten bei Benutzung von einer starken Haematoxylinlösung, 2—$2^1/_2$ $^0/_0$, nach 2—3 Stunden Beizung. Eine halbe bis dreiviertel Stunde Färbung genügte.

Aus den Präparaten ging hervor, dass es sehr wenig Unterschied macht, wann die Blütenstände fixiert werden. Knospen, welche Nachmittags 3 Uhr fixiert waren, wiesen, ebenso wie morgens 6 Uhr fixierte, in Teilung begriffenen Sporenmutterzellen auf.

Die Zeichnungen wurden mit Abbe's Zeichenapparat hergestellt unter Anwendung von Zeiss' homogener Immersion 2 mm. und den Kompensationsokularen 8, 12 und 18. Die Zeichnungen wurden vom Laboratoriumszeichner A. de Bouter kopiert und auf die erwünschte Grösse gebracht.

---

§ 2. Der Ruhekern und die vegetativen Teilungen.

Um die diploide Chromosomenzahl zu ermitteln, wurden zuerst Schnitte durch junge Keimwurzeln gemacht. Hiervon brauchbare Präparate zu bekommen war jedoch fast ausgeschlossen. Die Keimwürzelchen, deren Spitzen noch im Wachstum begriffen waren, vermochten wegen ihrer Zartheit sogar den harmlosesten Fixierungsmitteln keinen Widerstand zu leisten. Und wenn sie bei der Fixierung noch nicht gänzlich zerdrückt waren, so geschah dies doch meistens bei der Einbettung in Paraffin. Die Würzelchen

sind dort, wo die meisten Kernteilungen stattfinden, nur vier bis sechs Zellreihen dick, so dass auch bei den wenigen besseren Präparaten nur selten brauchbare Teilungsstadien zu beobachten waren. Glücklicherweise waren gute Schnitte durch Stengelspitzen bequemer zu bekommen. Diese Spitzen bleiben meistens sehr schön intakt, erstens weil sie während der Behandlung durch die umliegenden jungen Knospen geschützt werden und zweitens, weil sie viel kräftiger sind als die Wurzelspitzen. Sowohl in diesen Stengelschnitten als auch in sehr jungem Nucellusgewebe wurden häufig schöne vegetative Kernteilungsfiguren gefunden.

Die Kerne von *Erophila* sind sehr regelmässig gebildet; abweichende Formen von Ruhekernen wurden nie gefunden. Zwei Sachen fallen jedoch gleich ins Auge, nämlich die Kleinheit der Kerne und die im Verhältnis dazu überaus grossen Nucleolen. Die hier mitzuteilenden Dimensionen sind alle an Kernen, fixiert mit Carnoy, gemessen. Eventuelle Kontraktionen brauchen also bei der Vergleichung der Dimensionen nicht berücksichtigt zu werden. Ich glaube jedoch, dass solche Kontraktionen hier ausgeschlossen sind, da auch Flemming-Präparate genau dieselben Zahlen ergaben; auch von „hellen Räumen" wurde nichts gesehen. Die Kerne sind fast rund, jedoch mit einem konstanten Verhältnis der Hauptdimensionen. Die Nucleolen sind vollkommen kugelig. Alle Zahlen sind Durchschnittszahlen aus 40 Messungen.

	E. cochleoides.	*E. confertifolia.*	*E. violaceo-petiolata.*
Hauptdimensionen der Kerne in der Stengelspitze	3,2 × 3,8 μ	3,4 × 4,1 μ	3,4 × 4 μ
Hauptdimensionen der Kerne im älteren Nucellusgewebe . . .	3,6 × 3,9 μ	3,2 × 4 μ	3,7 × 4,1 μ
Mittlerer Durchmesser aller älteren Kerne .	3,62 μ	3,67 μ	3,8 μ

Mittlerer Durchmesser von jüngeren Nucelluszellen	2,75 μ	2,65 μ	2,87 μ
Durchmesser der Nucleolen in erwachsenen Zellen. . . .	1,27 μ	1,8 μ	3,25 μ

Aus diesen Zahlen geht wohl hervor, dass die verschiedenen elementaren Arten ungefähr gleich kleine Kerne besitzen. Die Grösse der Nucleolen ist jedoch in den drei Arten verschieden. Die Ruhekerne von *E. violaceo-petiolata* sind fast gänzlich vom Nucleolus gefüllt.

Wenn die Dimensionen mit denjenigen, welche bei anderen Phanerogamen gefunden sind, verglichen werden, so zeigt sich, dass die Kerne von *Erophila* zu den Kleinsten gehören, welche bis jetzt bei höheren Pflanzen gefunden sind. Nach Tischler's Angabe (1922, p. 27—32) sind bisher die kleinsten Kerne unter den Phanerogamen gefunden bei *Myosotis alpestris* im Stammvegetationspunkt 3 μ (Strasburger 1893), in Markstrahlen von *Robinia pseudacacia*, 1,5 : 3 μ (Schorler 1883) und bei *Primula elatior* in generativen Kernen der Pollen-Körner 2,4—3,5 μ (Tischler 1918). Durchschnittswerte von weniger als 3 μ, so wie bei *Erophila*, wurden bisher also nur in besonderen Geweben gefunden. Die Kerne der Sporenmutterzellen von *Erophila* sind grösser als diejenigen der vegetativen Zellen, und ihre Dimensionen weichen auch nicht so sehr von den bei anderen Phanerogamen gefundenen Zahlen ab. So wurden z. B. folgende Durchschnittszahlen gefunden für:

	E. cochleoides.	*E. confertifolia.*	*E. violaceo-petiolata.*
Kerne der Embryosackmutterzellen in Synapsis	6—7 μ	6—7 μ	7—8 μ
Id. während der Schein-Diakinese . .	8 : 11 μ	10 : 12 μ	10 : 12 μ

Kerne der Pollenmutterzellen in Synapsis	5—6 μ	5—6 μ	6—8 μ
Id. während der Diakinese.	9 μ	9 μ	11—12 μ
Pollenkörner mit Exine	14—16 μ	14—16 μ	14—16 μ

Im allgemeinen sind also die Dimensionen bei *E. violaceo-petiolata* auch hier die grössten.

Die Kerne der Tapetumzellen in den Pollenhöckern besitzen meistens zwei Kerne. Oft kommen auch Tapetumzellen mit 3—6 Kernen vor, wovon in Fig. 1 eine abgebildet ist.

Die vegetativen Kernteilungen finden bei *E. cochleoides* und *E. confertifolia* nach dem typischen Schema statt. Die Chromosomzahlen waren mit Sicherheit nur in sehr späten Prophasen kurz vor der Teilung festzustellen. Als diploide Zahlen wurden 12 für *E. cochleoides* (Fig. 2) und 24 für *E. confertifolia* (Fig. 3) festgesetzt. Eine in allen Teilungsstadien deutlich hervortretende Eigentümlichkeit ist, dass alle Chromosomen paarweise liegen. Dies ist schon bei vielen Pflanzen beobachtet worden; bekannte Beispiele davon sind *Galtonia candidans* (Strasburger 1905) und *Spinacia oleracea* (Stomps 1910). Bei diesen beiden Pflanzen liegen die Chromosomen ebenso deutlich in Paaren wie bei *Erophila*. Die paarweise Lagerung, welche auf eine sehr starke Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen hindeutet, ist nicht nur in den Polansichten von späten Prophasen deutlich zu sehen, sondern auch schon bei der Differenzierung der Schleifen aus dem Kerngerüst. Sogar nach stattgefundener Teilung ist in den Anaphasen noch wohl einmal die paarweise Lagerung zu erkennen.

Die Paare liegen oft auch in einer bestimmten Reihenfolge in dem Kern gelagert. So wurden in den Kernen von *E. confertifolia* einige deutlich zu unterscheidende Paare von sehr langen Chromosomen (Fig. 3 a u. b)

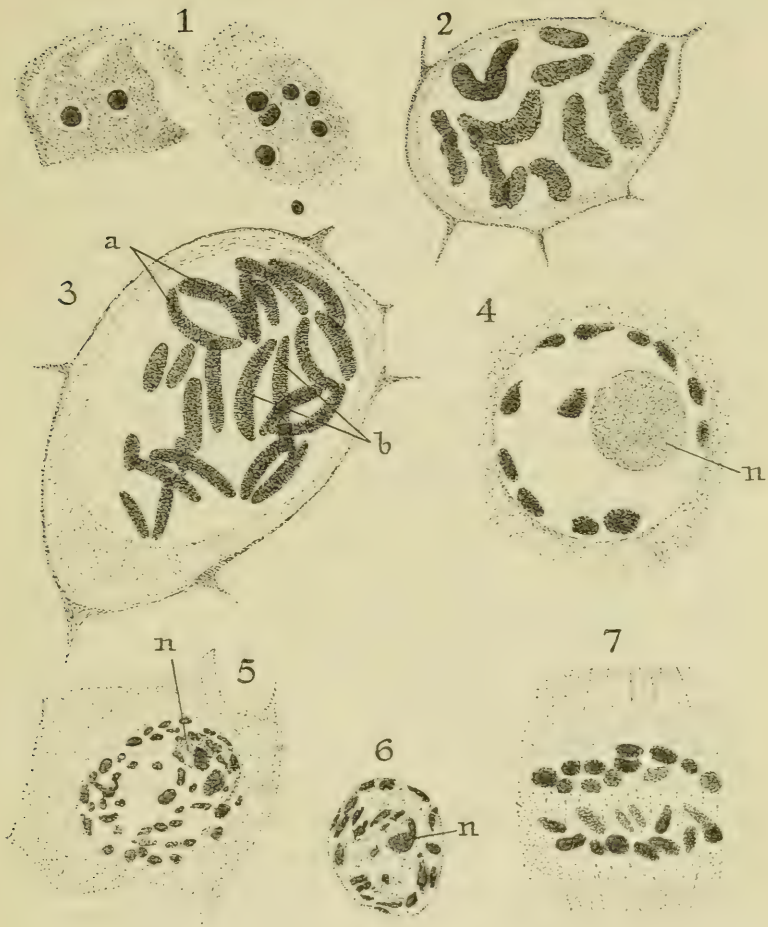


Fig. 1—7. 1 Tapetumzelle aus einer Anthere von *E. cochleoides*. 2 Vegetative Kernplatte von *E. cochleoides*. 3 Idem von *E. confertifolia*. 4 Vegetative Prophase von *E. violaceo-petiolata*. 5 u. 6 Chromosomenzerfall in *E. violaceo-petiolata*. 7 Kernspindel von *E. violaceo-petiolata* in Seitenansicht. n (in allen Figuren) = Nucleolus. Vergr. 1, 5, 6 : 1100 ×; id. 2, 3, 4, 7 : 2200 ×.

gefunden, welche ungefähr immer an derselben Stelle zu finden sind.

Die Chromosomen von *E. cochleoides* sind dicker als die von *E. confertifolia*, welche letztere sich dadurch auszeichnen, dass ihre Paare oft Ringe bilden. Die Form der Chromosomen ist in allen Stadien bei der einen Kleinart abweichend von der Form der anderen Kleinart; die Chromosomen von *E. confertifolia* können also unmöglich durch Längsspaltung derjenigen von *E. cochleoides* entstanden sein.

Die Chromosomenzahl von *E. violaceo-petiolata* ist 12, aber diese Zahl konnte nur nach vielen Schwierigkeiten ermittelt werden. Bei dieser Kleinart tritt nämlich etwas sehr Besonderes auf. Bei der Beobachtung von Kernteilungsstadien sieht man sofort eine ausserordentliche Vielgestaltigkeit. In einigen Kernen wurden 15—20 Chromatinkörner gefunden, in anderen 30, 40 oder mehr, sogar bis ungefähr 100, und vielleicht sind bei genauer Beobachtung noch viel höhere Zahlen zu erreichen. Fast nie konnten in zwei Kernen dieselben Zahlen festgesteltt werden. Je höher die Zahl der Körner ist, um so kleiner sind diese auch. Weil diese Tatsache natürlich die Möglichkeit offen stellt, dass die Inkonstanz der Zahlen eine Folge des Zerfalls der Chromosomen sein könnte, wurde die Aufmerksamkeit auf Kerne mit möglichst grossen und möglichst wenigen Chromatinkörnern gelenkt. Dabei ergab sich, dass nie weniger als 12 Chromatinteile auftreten, welche allerdings nicht schleifenförmig sind, von denen jedoch bald deutlich wurde, dass sie die wesentlichen Chromosomen darstellen. Die 12 Chromosomen sind viel grösser als die Chromatinteile in Kernen mit höheren Zahlen, sie sind meistens paarweise angeordnet. Auch zeigen sie in diesem Stadium dasselbe Bild, das bei *E. cochleoides* oft in nicht zu späten Prophasen zu sehen ist, wenn die Chromosomen sich eben differenziert haben. Dass 12 die wirkliche Chromosomenzahl ist, ging jedoch erst ganz klar aus

vegetativen Spindelstadien und aus der Untersuchung der Embryosack- und Pollenentwicklung hervor.

Wahrscheinlich findet in den teilenden Kernen von *E. violaceo-petiolata* Folgendes statt: während des Anfangs der Prophase differenzieren sich aus dem Chromatinknäuel die 12 Chromosomen. Diese werden erst sichtbar, wenn der Nucleolus seine dunkle Färbung verloren hat, was verhältnismässig spät geschieht. In diesem Stadium sind die Kerne ungefähr 6 μ im Durchmesser, während sie im Ruhestadium nur etwa 3,8 μ gross sind. Von diesem Moment an vergrössert sich die Zahl der Chromatinkörner. Je grösser der Kern ist, je näher er also dem Teilungsmoment kommt, um so grösser ist auch die Körnerzahl. Weil es mir zuerst rationeller zu sein schien, dass die Körner erst in grösserer Zahl auftreten, um dann zu verschmelzen, damit bei der Teilung die Zahl 12 erreicht ist, studierte ich die verschiedenen Prophasestadien genau, wobei sich ergab, dass die Chromosomen, während der Kern grösser wird, allmählich in viele Teile zerfallen. Wenn die Kerne grösser als 9—10 μ waren, wurden immer mehr als 50 sehr kleine Chromatin-Teilchen gezählt. Die Teilchen sind wohl mal in Reihen oder Paaren angeordnet, oft liegen sie jedoch auch regellos durcheinander. Wenn erst wenige Teilchen gefunden werden, z.B. 15—26, so sind unter diesen einige grössere zu entdecken, welche noch ganze Chromosomen darstellen, während andere Teilchen noch neben einander liegen und wahrscheinlich durch Zerfall eines Chromosoms entstanden sind. In Fig. 4 ist eine frühe Prophase mit 12 Chromosomen dargestellt, während Fig. 5 und Fig. 6 die Folgen des Zerfalls zeigen.

Kurze Zeit vor der Metaphase werden die Teilchen noch in sehr hohen Zahlen gefunden. Zwischen diesem Stadium und dem Stadium der Kernplatte, welche leider nur in Seitenansicht gefunden wurde, so dass hier die Zahl der Chromosomen nicht festzustellen war, findet wahrschein-

lich eine Wiederherstellung der Chromosomen statt, welcher unmittelbar die Spaltung folgt. Die Wiederherstellung geschieht sehr plötzlich. Spindelstadien, in denen die Chromosomen in der Kernplatte angesammelt sind, und mit schon auseinander weichenden Chromosomen wurden oft gesehen. In letzterem Stadium waren die Chromosomen zu zählen und auch hier wurde die Zahl 12 festgestellt (Fig. 7). Ana- und Telophasen zeigten oft wieder sehr viele Körner. In diesen Stadien sind die Kerne jedoch so klein, dass eine Zählung unmöglich ist. Wohl wurde die Tatsache beobachtet, dass in Telophasen kurz vor der Rückkehr in das Ruhestadium die Körnerzahl kleiner wird, vielleicht sogar wieder auf 12 zurückkommt. Vollkommene Sicherheit war hierüber nicht zu erlangen, die Körner sind nicht nur äusserst klein, sondern auch sehr verschwommen begrenzt. Wahrscheinlich findet nach der Teilung wieder dasselbe statt, was auch in der Prophase geschieht, jetzt nur in umgekehrter Reihenfolge, gleich nach der Teilung Zerfall in viele Teilchen und dann allmähliche Wiederherstellung der ursprünglichen Chromosomen.

Chromosomenzahlen, welche höher als die normale Zahl sind, sind oft gefunden worden und meistens Quersegmentierungen einer oder mehrerer Chromosomen zugeschrieben. Lundegårdh (1912) fand bei *Vicia Faba* 13, 14 oder 15 Chromosomen statt 12, der normalen Zahl. Hance (1918) bemerkte bekanntlich 15 bis 21 Chromosomen bei *Oenothera scintillans*. Es sind aber auch Fälle bekannt, in denen die Zahlen durch Quersegmentierung sehr viel höher sind, jedoch nur unter bestimmten Bedingungen oder in bestimmten Kernen. So fand Friesendahl (1912) bei *Myricaria germanica* statt 12 oft 24 und mehr, bis zu 70 Chromatinkörnern, jedoch nur im unteren Kern des zweikernigen Embryosackes. Im gleichen Kern sieht Palm (1915) etwas Ähnliches bei *Piper peltatum*. Bisher waren keine Fälle bekannt, wo Zerfall in allen Kernen, auch in Meristemen

und auch bei der Geschlechtszellenbildung auftritt. Und dies ist gerade bei *E. violaceo-petiolata* der Fall. In den Kapiteln V und VI wird beschrieben werden, wie der Zerfall auch in Embryosackmutterzellen und Pollenmutterzellen deutlich hervortritt, sogar noch deutlicher wie in vegetativen Zellen.

Die Erscheinung des Zerfalls kann sicher keine Folge von äusseren Bedingungen sein, denn sie tritt bei allen Individuen von *E. violaceo-petiolata* auf, ob sie nun im Februar oder im Juni, im Wärmhaus oder im Freien, bei höherer oder niedrigerer Temperatur gezüchtet sind.

E. cochleoides und *E. violaceo-petiolata*, welche Kleinarten am selben Ort gefunden sind, besitzen beide vegetativ 12 Chromosomen. Die vier nahe verwandten Kleinarten, welche in Baarn gefunden wurden, besitzen alle 24 Chromosomen. Die an einem Ort zusammen gefundenen elementaren Arten zeigen also keinen Unterschied in der Chromosomenzahl. Weil aber erst diese beiden Einzeltatsachen vorliegen, dürfen hieraus noch keine Schlüsse über das Vorkommen und die Entstehung von Kleinarten mit gleicher Chromosomenzahl gezogen werden, es wird jedoch von grosser Wichtigkeit sein, wenn diese Konstanz bei mehreren lokalen *Erophila*-Gruppen vorkommt. Wo und wie *E. confertifolia* mit ihren 24 Chromosomen entstanden ist, steht noch nicht fest. Eine Entstehung aus einer der beiden anderen Kleinarten ist jedoch ausgeschlossen. Dazu sind die spezifischen Chromosomen-Unterschiede zu gross.

Draba hirta, wovon leider nur Präparate von vegetativen Geweben vorliegen, hat auch 24 Chromosomen. Die Kerne dieser Art sind bedeutend grösser wie diejenigen der *Erophila*-Kleinarten, nämlich 7—10 μ im Durchmesser. Ihre Nucleolen sind jedoch ziemlich klein, wenigstens nicht grösser wie bei *Erophila verna*.

Innerhalb der Familie der Cruciferen war die Chromo-

somenzahl 12 noch nie, 24 einmal gefunden worden, nämlich bei *Lunaria biennis* (Laibach 1907). Die diploiden Zahlen 32 und 16 kommen häufiger vor, nämlich 32 bei *Capsella bursa pastoris* (Rosenberg 1904, Laibach 1907) und bei *Brassica Napus* (Laibach 1907), und 16 bei *Iberis pennata*, *Sisymbrium strictissimum* und drei *Alyssum*-Arten (alle Laibach 1907).

---

§ 3. Die Prochromosomenfrage.

Das Wort Prochromosom stammt von Overton (1905) und wird jetzt leider allgemein für die Chromatinansammlungen, welche im Ruhekern gefunden werden, benützt. Richtig ist die Anwendung dieses Wortes nur für diejenigen Körner, von denen mit genügender Sicherheit angenommen werden darf, dass sie die Chromosomen im Ruhestadium representieren. Nach den Untersuchungen von Rosenberg (1904) und Laibach (1907), welche zeigten, dass in verschiedenen Cruciferen die Zahl der Chromatinkörner mit derjenigen der Chromosomen übereinstimmte, wurde einige Zeit geglaubt, dass diese Erscheinung sehr allgemein sei. Das Wort Prochromosom wäre dann sehr berechtigt. Es sei jedoch später nachgewiesen worden, dass vielfach die Zahl der Chromatinkörner wechselt und dass in vielen Kernen überhaupt keine Ansammlungen zu finden sind. Ein neutrales Wort wie „Chromozentren" ist also viel besser, wird jedoch erst von wenigen Forschern benutzt.

Rosenberg (1904) wies zuerst darauf hin, dass bei *Capsella bursa pastoris* die Zahl der Chromatinkörner konstant und der Chromosomenzahl gleich ist. Hieraus schliesst er, dass die Chromosomen im Ruhestadium nicht ganz aufgelöst werden, sondern ihre Selbstständigkeit beibehalten und immer vorhandene Teile des Kerns, sei es in oft modifizierter Form, bilden. Er führt sie also zur Stützung der Hypothese der Chromosomenindividualität an.

Aehnliche Beobachtungen sind später noch von ihm selbst (Rosenberg 1909[b]) und von vielen anderen Forschern, wie z. B. von Miyake (1905) und von J. B. Overton (1905, 1909) gemacht worden. Speziell die Cruciferen haben schöne Beispiele für die erwähnte Zahlengleichheit geliefert. Laibach (1907) fand sie bei *Iberis pennata, Lunaria biennis, Alyssum argenteum, Brassica Napus, Stenophragma Thalianum* und einigen anderen Cruciferen. Dass es jedoch auch Kerne gibt, bei denen nur ein typisches Kerngerüst und nie deutliche Chromatin-Ansammlungen gefunden werden, zeigt auch er schon an drei anderen Cruciferen, nämlich *Hesperis matronalis, Bunias orientalis* und *Mathiola tricuspidata*. Gar keine Chromatinansammlungen fand Rosenberg (1904) bei *Fritillaria;* inkonstante Zahlen wurden von Tischler bei *Bryonia* (1906), bei *Musa* (1910) und bei *Cassia fistula* (1922) und noch von vielen anderen Forschern gefunden. Eine Aufzählung aller bekannter Fälle vom Fehlen einer absoluten Konstanz gibt Tischler (1922 p. 66—67). Aus dem Auftreten einer bestimmten Zahl Chromatinkörner im Ruhekern dürfen also noch keine Schlüsse betreffs der Chromosomenzahl und der Möglichkeit einer dauernden Chromosomenselbstständigkeit gezogen werden.

Auch bei *Erophila* konnte ich keine absolute Konstanz feststellen. In den Kernen von *E. cochleoides* wurden oft überhaupt keine Chromatinkörner gefunden. War die Färbung aber sehr dunkel, so traten sie in einigen Zellen hervor, aber nur in bestimmten Geweben. Am schönsten sind sie bei allen *Erophila*-Kleinarten in den grossen Kernen der Narbenpapillen zu sehen. Auch die Epidermiszellen der Fruchtknoten und Antheren besitzen bei *E. cochleoides* meistens grosse Kerne mit deutlichen Chromatinkörnern. Bei der Zählung stellte sich heraus, dass die Zahlen ziemlich verschieden sind. Die Zahl der Chromosomen, 12, kommt auch hier oft vor, aber auch niedrigere Zahlen. Zwischen 3 und 12 wurden alle Zahlen gefunden. Wenn

12 Körner sichtbar sind, so haben sie meistens die gleiche Grösse und sind rund, während in Kernen mit niedrigeren Zahlen einige Körner meistens grösser sind und unregelmässige Formen haben. In Fig. 8 ist eine Epidermiszelle des Fruchtknotens mit 12 Chromatinkörnern, welche deutlich paarweise liegen, abgebildet, eine Erscheinung, welche oft, aber nicht immer, festzustellen ist. Die Zahl der Chromosomen stimmt also nicht immer mit der Zahl der Chromatin-Ansammlungen überein, aber die letztere Zahl ist nie grösser als die erstere. Unmöglich ist es darum nicht, dass die 12 Chromatinkörner die Chromosomen representieren. Wenn weniger als 12 Körner zu sehen sind, so sind vielleicht einige Körner miteinander verschmolzen.

E. confertifolia gibt dasselbe Bild. Sie hat 24 Chromosomen und in ihren Kernen, speziell wieder in denjenigen der Epidermiszellen und der Narbenpapillen, sind Chromozentren in Zahlen von 3—24 zu sehen. Auch hier sind die Kerne mit 24 kleinen Körnern am zahlreichsten vertreten. Paarweise Lagerung tritt hier wohl einmal auf, ist jedoch in vielen Kernen garnicht zu beobachten. Viele der Epidermiszellen zeigen bei dieser Kleinart überhaupt keine Chromatin-Ansammlungen, welche auch in tiefer gelegenen Zellen nie gefunden werden.

E. violaceo-petiolata weicht sehr von den beiden vorigen Kleinarten ab. Wenn drei Präparate, von allen drei Kleinarten eins, in genau derselben Weise gefärbt und behandelt worden sind, so ist schon ohne Mikroskop zu sehen, dass das Präparat von *E. violaceo-petiolata* sehr viel dunkler ist wie die beiden anderen. Dies ist eine Folge davon, dass sich in dem Ruhekern bei dieser Kleinart viel mehr chromatische Substanz befindet als bei den anderen Kleinarten. Bei *E. violaceo-petiolata* kommen Chromozentren in allen Ruhekernen, also nicht nur in besonderen Geweben, vor. Wenn die Kerne klein sind, so scheinen sie gänzlich durch das Haematoxylin gefärbt zu sein. Dies findet seinen

Grund natürlich in erster Linie in den grossen Dimensionen des Nucleolus, aber ferner auch darin, dass sehr viele kleine Chromatin-Ansammlungen einen grossen Teil des Kernes füllen. Die Körner sind meistens sehr klein und schwierig zu zählen. Bei dieser Kleinart sind die Kerne der Narbenpapillen ausserordentlich gross: sie können einen Durchmesser von 20—30 μ haben. In diesen Kernen sind

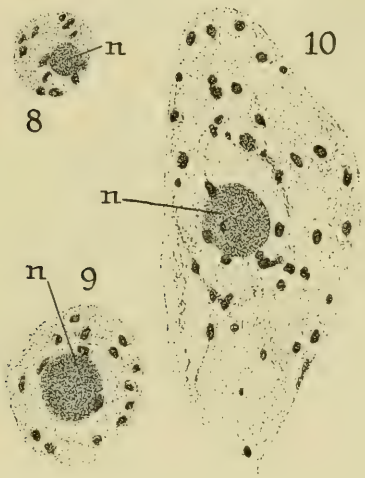


Fig. **8—10.** **8** Kern mit Prochromosomen einer Fruchtknoten-Epidermiszelle von *E. cochleoides*. **9** Idem einer Parenchymzelle von *E. violaceo-petiolata*. **10** Idem einer Narbenpapille von *E. violaceo-petiolata*. n = Nucleolus. Vergr. **8**, **9**: 2200 ×; id. **10**: 1100 ×.

die Chromozentren sehr deutlich, es treten dort jedoch dieselben Zahlen auf wie in den anderen Kernen. Es kommen alle Zahlen von 5 bis ungefähr 70 vor. Die Chromosomenzahl ist 12, aber diese Zahl wurde für die Körner auch nicht häufiger gefunden als andere Zahlen zwischen 10 und 30. In Fig. 9 ist der Kern einer Parenchymzelle mit 16 und in Fig. 10 der sehr grosse Kern einer

Narbenpapille mit 48 Chromozentren abgebildet. In dieser Kleinart ist die Inkonstanz also sehr gross.

In *E. cochleoides* und *E. confertifolia* wird die Zahl der Chromosomen nie durch die Zahl der Chromatinkörner überschritten, in *E. violaceo-petiolata* ist überhaupt keine Gesetzmässigkeit in den Zahlen zu entdecken. Vielleicht zerfallen die „Prochromosomen" hier ebenso leicht und aus demselben Grunde wie die Chromosomen der sich teilenden Kerne. Es ist jedenfalls sehr bemerkenswert, dass diese sonderbare Erscheinung im Ruhekern gerade nur bei derjenigen Kleinart vorkommt, welche auch einen sehr eigenartigen Zerfall der Chromosomen in Segmenten aufweist.

Die bei *Erophila* gefundenen Tatsachen bestätigen also, dass die Zahl der Chromozentren nicht immer konstant ist. Bevor festgestellt worden ist, ob ein Zusammenhang zwischen dem Zerfall der Chromosomen und den hohen Zahlen der Chromatinkörner bei *E. violaceo-petiolata* besteht, können aus dem Gefundenen noch keine Schlüsse betreffs der Individualität der Chromosomen gezogen werden. Ein solcher Zusammenhang darf nur angenommen werden, wenn es bewiesen ist, dass die Maxima der beiden Zahlen dieselbe sind.

KAPITEL V.

Die Embryosackmutterzelle und der weibliche Gametophyt.

---

§ 1. Die Entwicklung der jungen Samenanlagen und die Bildung der Tetrade-Zellen.

Erophila verna besitzt in beiden Fächern des Fruchtknotens zwei Reihen Samenanlagen. In jedem Fach befinden sich 23—30. Fruchtknoten mit mehr als zwei Fächern wurden bei *E. cochleoides* gefunden, bei welcher Kleinart meistens mehr als 20 % der Fruchtknoten aus drei Fruchtblättern aufgebaut ist. Bei anderen Kleinarten wurde dieses nicht beobachtet.

Die jungen Samenanlagen sehen sehr einfach aus. Wenn eine subepidermal gelegene Zelle anfängt sich zu vergrössern und deutlich wird, dass diese Zelle die Archesporzelle ist, dann sind die Anlagen der Integumente noch fast unsichtbar und die Samenknospe besteht nur aus einem Nucellus, welcher ziemlich lang, jedoch nur 4 oder 5 Zellreihen breit ist. Die Integumente fangen erst an, sich deutlich zu differenzieren, wenn die Embryosackmutterzelle ihre ersten Teilungsstadien durchläuft. Dann bilden sie kleine, in Grösse nicht erheblich sich von einander unterscheidende Zellkomplexe, wie sie Fig. 14 zeigt. Langsam fängt das innere Integument jetzt an zu wachsen, nach einiger Zeit von dem äusseren gefolgt. Beide Integumente sind meist

zwei Zellen dick. Das Wachstum des äusseren Integumentes wird almählich schneller und wenn der obere Rand des Nucellus erreicht ist, überragt das äussere Integument oft schon das innere. Inzwischen ist im Nucellus schon die Tetrade gebildet und während der Zeit, dass eine der Tetradezellen anfängt als primäre Embryosackzelle zu fungieren, schliessen die beiden Integumente sich gleichzeitig um den Nucellus herum. Sie bilden dann ein festes Gewebe von wenigstens 5 oder 6 Zellreihen über der Embryosackanlage. Eine Mikropyle wird dabei nie freigelassen.

In jedem Nucellus befindet sich immer nur eine Archesporzelle, welche subepidermal liegt und sich schon früh durch ihre fast isodiametrische Form auszeichnet (Fig. 11). Ihr Plasma färbt sich mit Haematoxylin etwas dunkler als in den anderen Nucelluszellen und ihr Nucleolus ist grösser als bei diesen letzteren. Eine vegetative Teilung, bei welcher eine Tapetumzelle gebildet wird, findet nie bei *Erophila* statt. Die Archesporzelle ist gleichzeitig Embryosackmutterzelle. Diese vergrössert sich allmählich und bald fängt ihre Teilung an.

Wie findet nun bei apogamen Pflanzen im allgemeinen die Entwicklung von Embryosackmutterzelle zum jungen Embryo statt? Eine allgemeine Regel gibt es hierfür nicht. Alle mögliche verschiedenen Fälle kommen vor. Bei einigen apogamen Pflanzen geht die Bildung von Tetrade und Embryosack fast genau so vor sich wie bei normal sexuellen, nur wird die Chromosomenzahl nicht reduziert. Bei anderen ist der Entwicklungsgang von Embryosackmutterzelle bis zur Eizelle bedeutend abgekürzt. Die Pflanzen, bei denen diese Verkürzung vorkommt, sind also weiter vom sexuellen Stadium entfernt als die zuerst genannten. Abgesehen von der Frage, ob die Kernteilung der Embryosackmutterzelle, welche bei apogamen Pflanzen diploide Tochterkerne bildet, schon gänzlich den vegetativen Typus angenommen hat oder "halbheterotypisch" ist, — so nennt

Rosenberg (1917) die heterotypische Teilung, welche typisch endet, weil die Affinität der elterlichen Chromosomen zueinander nicht genügt, um Gemini zu bilden — können die Fälle von Bildung verschiedenartiger Zellen nach dieser Teilung in einige Gruppen zusammengefasst werden. Holmgren (1919) klassifiziert z. B. in solcher Weise die apogamen Pflanzen.

Diejenige Pflanzen, welche den sexuellen in dieser Hinsicht am nächsten stehen, besitzen noch eine vollkommene Tetrade. Zu dieser Gruppe gehören die Eualchimillen (Murbeck 1901, Strasburger 1904), *Thalictrum purpurascens* (Overton 1902, 1904), *Marsilia Drummondii* (Strasburger 1907) und *Houttuynia cordata* (Shibata und Miyake 1908). Die Tetradebildung geht nicht in allen diesen Fällen in der gleichen Weise vor sich. Oft findet die zweite Teilung nicht gleich nach der ersten statt; die Dyade wird erst spät zu einer Zelltetrade. Eine echte Kerntetrade wird nie gebildet, abgesehen von *Burmannia coelestis* (Ernst und Bernard 1912), wo diese Kerntetrade jedoch gleichzeitig schon das Vierkernstadium des Embryosackes representiert. Zu dieser Gruppe mit Zelltetrade-Bildung gehören auch die untersuchten *Erophila*-Kleinarten.

Eine zweite Gruppe wird von denjenigen apogamen Pflanzen gebildet, bei welchen nur eine Dyade entsteht. Auch hier ist natürlich die Reduktion der Chromosomenzahl ausgeschaltet und die Entwicklung zum Embryosack findet aus einer der diploiden Dyadezellen statt. Zu dieser Gruppe gehören *Taraxacum "officinale"* (Juel 1904, 1905), *Taraxacum albidum* (Osawa 1913), *Chondrilla juncea* (Rosenberg 1912) und *Wikstroemia indica* (Winkler 1906, Strasburger 1909).

Gänzlich verschwunden ist die Tetradebildung bei *Antennaria alpina* (Juel 1900), *Elatostema sessile* (Strasburger 1910[b]), *Atamosco texana* (Pace 1913), bei den apogamen Archieracien (Rosenberg 1917 u. a.), *Eupatorium*

glandulosum und *Erigeron "annuus"* (Holmgren 1919). Auch tritt sie gewöhnlich nicht mehr auf bei *Elatostema acuminatum* (Strasburger 1910), *Balanophora elongata* und *Balanophora globosa* (Treub 1898, Lotsy 1899, Ernst 1913), während *Burmannia coelestis* eigentlich auch hierzu gerechnet werden kann, weil bei ihr nie Zellwände zwischen den Tetradekernen auftreten (Cf. Holmgren 1919, p. 91—92).

Die Distanz zwischen den apogamen Pflanzen mit noch vollkommen ausgebildeten Tetraden und den normal sexuellen Pflanzen ist sehr klein. Das Ausbleiben der Chromosomenreduktion ist hier der einzige, wenn auch sehr wichtige, Unterschied. In einigen solchen Fällen kommt es vor, dass in der Pollenmutterzelle die Reduktion noch normal vonstatten geht. Hierbei ist die Entfernung zwischen der apogamen und der sexuellen Entwicklung noch kleiner und es darf angenommen werden, dass die Apogamie erst von geringem Alter ist. Diese Möglichkeit ist bei *Thalictrum purpurascens* vorhanden, bei welcher Pflanze Overton (1904) überdies noch entdeckte, dass die Embryosäcke sowohl mit reduzierter als auch mit unreduzierter Chromosomenzahl ausgebildet werden.

Zwei verschiedene Arten Embryosäcke wurden bei *Erophila* innerhalb einer Kleinart nicht gefunden, aber sonst ist die Aehnlichkeit zwischen *Thalictrum purpurascens* und den *Erophila*-Kleinarten gross. Auch die Eigentümlichkeiten, welche in der Embryosackmutterzelle auftreten, beweisen, dass die apogame Entwicklung unseres Objektes nicht weit von dem normalen Schema entfernt ist. Weil Bastardierung bei anderen Kleinarten von *Erophila* möglich ist (Rosen 1911), gibt es auch hier sexuelle Entwicklungsmöglichkeiten, eine Tatsache, welche die Auffassung, dass die Apogamie hier noch sehr jung ist, noch mehr stützt.

Die drei näher untersuchten Kleinarten weisen alle drei denselben Typus von Tetradebildung auf, welcher ferner auch

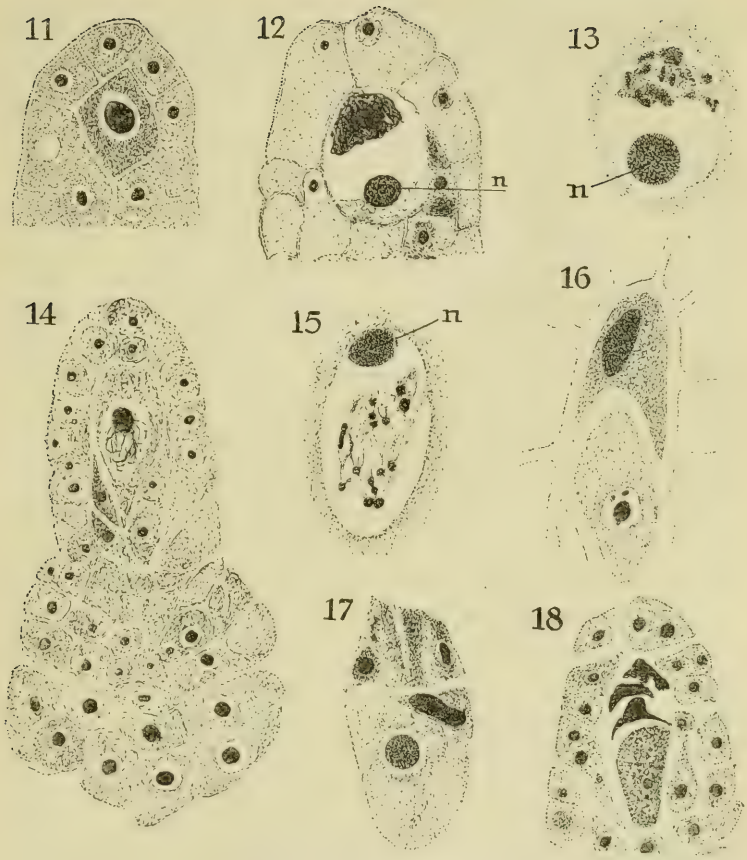


Fig. **11—18.** Die Embryosackmutterzelle und ihre Tetrade-Teilung bei *E. cochleoides* und *E. confertifolia*. **11** Nucellus mit Archesporzelle. **12** Embryosackmutterzelle mit Synapsis-Knäuel. **13** Idem mit lockerem Knäuel. **14** Nucellus mit den Anlagen der beiden Integumente. Embryosackmutterzelle im Spiremstadium. **15** Späteres Spiremstadium. **16** Zell-Dyade nach der ersten Teilung der Embryosackmutterzelle. **17** Abnormale Tetrade-Bildung. Die obere Tochterzelle in Querteilung. **18** Zell-Tetrade; die unterste Tetrade-zelle ist die primäre Embryosackzelle. n = Nucleolus. Vergr. **11, 14, 18** : 550 ×; id. **12, 13, 15, 16, 17** : 1100 ×.

in einigen Praeparaten anderer Kleinarten bemerkt wurde.

Die Embryosackmutterzelle vergrössert sich bedeutend, bevor die Teilung anfängt. Meist hat sie während der früheren Prophasestadien eine eirunde Form (Fig. 12). Allmählich wird sie jedoch in die Länge gezogen und unten und oben zugespitzt. In der Metaphase ist sie länglich oval. Die Teilung der Embryosackmutterzelle ist halbheterotypisch, wodurch die Tochterzellen wieder dieselbe diploide Chromosomenzahl erhalten. Im nächsten Paragraphen wird diese Teilung genauer beschrieben werden. Nach der Teilung bildet sich ziemlich bald eine Zellwand. Die Tochterzellen bleiben jedoch eng aneinander liegen. Ihre Kerne bleiben gross, bis sie, nach der Anaphase, in welcher die Chromosomen noch deutlich sichtbar sind, ins Ruhestadium übergehen. Dieses Dyadestadium (Fig. 16) dauert sehr lange, wenn man es mit sexuellen Pflanzen vergleicht, welche eine echte, haploide Tetrade bilden. Die untere Zelle wächst langsam weiter und ist bald viel grösser als die obere geworden. Diese letztere weist schon die ersten Zeichen der Degeneration auf, das Plasma färbt sich dunkler und der Kern ist schwer zu unterscheiden. Dabei wird sie oft von der viel grösseren unteren Tochterzelle nach oben weggedrückt. In vielen Fällen geht die Degeneration der oberen Zelle so schnell vor sich, dass sie, wenn die untere Tochterzelle sich teilt, nicht mehr die Fähigkeit besitzt, auch eine solche zweite Teilung auszuführen. Sie stirbt ab, färbt sich pechschwarz mit Haematoxylin und wird von den anderen Zellen zerdrückt, wodurch sie eine Haube über den Teilungsprodukten der unteren Tochterzelle bildet. In diesem Fall tritt eine Zell-Triade auf, welche fast immer von der grösseren Embryosackzelle mit zwei solchen dunklen Hauben gebildet wird, denn die obere der beiden unteren Kleintochterzellen stirbt gleichfalls früh ab.

Die Degeneration der oberen Tochterkerne tritt jedoch

vielfach später ein, während oder nach der Teilung. Im ersteren Fall ist die obere der beiden Hauben breit und eine Andeutung der Zweiteilung ist genau zu sehen. Im letzteren Fall bilden die beiden Zellen, welche gleich nach der Teilung absterben, eine doppelte Haube. Die Teilung der oberen Tochterzelle kann in zwei Richtungen vor sich gehen. Am allgemeinsten ist die Zweiteilung in der Längsrichtung des Nucellus, wodurch dann natürlich die typische Tetradeform (Fig. 18) der Zellen und Zellreste entsteht. Nicht selten kommt jedoch eine Querteilung der oberen Tochterzelle vor (Fig. 17). Wenn diese beiden Kleintochterzellen zerdrükt werden, so bilden sie nicht zwei Hauben übereinander, sondern zusammen nur eine, welche aus zwei Stücken besteht.

Die untere Tochterzelle teilt sich immer in der Längsrichtung. Höchstens kommt die kleinere der beiden hierdurch entstandenen Kleintochterzellen etwas seitwärts zu liegen (Fig. 17). Die untere dieser beiden Zellen wird primäre Embryosackzelle. Sie ist sehr gross, plasmareich und besitzt einen Kern, der viel grösser ist als derjenige der Embryosackmutterzelle, ein immerhin auch schon bedeutend grosser Kern. Nur einmal wurde gefunden, dass die zweitunterste Kleintochterzelle den Embryosack bildete. Dies ist jedoch eine grosse Ausnahme.

In den meisten Fällen wird also eine Tetrade gefunden, welche aus der primären Embryosackzelle und drei haubenförmigen Zellresten besteht. Wie auch die obere Tochterzelle sich teilt, immer entsteht die primäre Embryosackzelle nach zwei Teilungen der Megasporenmutterzelle. Der Embryosack ist also ein „monosporer" Embryosack.

Der Unterschied zwischen der Tetradebildung von *Erophila* und vielen sexuellen Pflanzen ist, dass bei *Erophila* die zwei Teilungen zeitlich viel weiter auseinander liegen. Nach der ersten Teilung verharren die Tochterzellen längere Zeit im Ruhestadium. Eine Kerntetrade nach dem *Lilium-*

Typus wird garnicht gebildet. Es sind einfach successive Zellteilungen, welche eine Reihe Zellen zur Folge haben können. Diese Reihe ist keine echte Tetrade, morphologisch noch wohl, aber funktionell nicht mehr.

Die wichtigste Eigenart bei der Tetradebildung und wahrscheinlich die Ursache der Verzögerung bei den Teilungen ist das Ausbleiben der Reduktion in den Chromosomenzahlen. Hiervon soll jetzt die Rede sein.

---

§ 2. Die Kernteilung in der Embryosackmutterzelle.

Diese Kernteilung beginnt normal. Die Prophasestadien sind heterotypisch. Erst sehr kurz, bevor die diakinetische Bindung der Chromosomen stattfinden soll, tritt eine Änderung ein und die Teilung verläuft weiter typisch mitotisch. Bei dieser Kernteilung findet also keine Chromosomenreduktion statt. Aber die Veränderung geschieht in diesem Fall sehr spät, später als bei vielen anderen teilweise heterotypischen Embryosackmutterzell-Teilungen.

Bei *E. cochleoides* und *E. confertifolia* sind die Kernteilungen vollkommen gleich. Ein Synapsis-Stadium, das längere Zeit andauert, ist regelmässig vorhanden. Während dieses Stadiums findet eine starke Vergrösserung des Kernraumes statt. Der Nucleolus wird kleiner, obwohl er sich noch genau so stark färbt wie im Ruhestadium und legt sich an die Kernwand an. Währenddessen hat sich das Synapsisknäuel meistens schon an die gegenüberliegende Seite der Wand gelegt. Fäden sind noch nicht im Knäuel sichtbar. Das Ganze ist eine dunkle Masse. Praesynaptische Stadien mit lockereren Knäueln oder deutlichen Fäden wurden nie beobachtet. In jungen Fruchtknoten wurden fast immer Embryosackmutterzellen im Ruhestadium und

Synapsiskerne beisammen gefunden, aber nie trat ein deutliches Leptonema hervor.

Nach längerer Zeit beginnt das Knäuel peripher lockerer zu werden (Fig. 13). Deutliche Fäden sind jedoch vorläufig nicht zu sehen. Verschwommene Schleifen und Klümpchen treten aus dem Knäuel hervor und füllen einen Teil des Kernes. Schliesslich werden die Fäden dünner, das Knäuel löst sich ganz auf und ein Spirem von sehr feinen Fäden entsteht. In diesem Stadium ist der Nucleolus immer noch vorhanden (Fig. 14). Ein kontinuierliches Spirem ist nicht zu sehen. Ueberall und in allen Stadien treten „freie Enden" auf. Die dünneren Spiremfäden liegen meist noch einzeln, aber es wurden auch wohl einige doppelte gefunden.

Bei der Kontraktion der Spiremfäden tritt die paarweise Lage viel deutlicher hervor. Das ganze Spirem zieht sich zusammen, an einigen Stellen sammelt sich die chromatische Substanz und im Netzwerk treten dunkle Zentren auf. Die Kontraktionsstellen liegen in Paaren nebeneinander. Auch dieses Stadium (Fig. 15) dauert längere Zeit. Erst sehr allmählich findet das weitere Zusammenziehen statt. Die Kontraktionsstellen liegen einander paarweise wohl sehr nahe, sie berühren sich jedoch nie. Es bleiben immer echte Paare, deren zwei Teile in einer bestimmten, oft bedeutend grossen Entfernung auseinander liegen. Die Teilung der Embryosackmutterzelle ist also bis zu diesem Moment normal heterotypisch. Während bei anderen apogamen Pflanzen die heterotypische Teilungsphase mit dem Spiremstadium aufhört, geht diese bei *Erophila* noch wieder einen Schritt zurück. Es wird nämlich sogar eine „Schein-Diakinese" gebildet. Der Ausdruck „halbheterotypische Teilung", welchen Rosenberg (1917) als erster benutzte für Fälle, z.B. für einige Archieracien, bei welchen „die Chromosomen in der Prophase zwar kurz und dick sind und im übrigen ein diakinetisches Aussehen haben, aber nicht zu Paaren sich vereinigen" (l. c. p. 202), kann auch hier benutzt werden.

Rosenberg nennt Paare hier Gemini. Bei *Erophila* tritt eine „Schein-Diakinese" mit Paaren auf, welche keine Gemini sind, weil die Chromosomen ziemlich weit voneinander entfernt liegen bleiben und nie miteinander in Berührung treten, während sie sich einzeln durch einfache Spaltung teilen. Weil Rosenberg sagt: „Es besteht also gewissermassen eine schwächere Affinität, die zu einer Gemini-Bildung nicht ausreicht" (l. c. p. 202), ist *Erophila* gerade nach dieser Definition ein sehr schönes Beispiel für die „halbheterotypische Teilung", obwohl die heterotypische Phase bei *Erophila* länger dauert als z. B. bei *Hieracium boreale* oder *Erigeron annuus*.

Wenn die letzten dünnen Fäden verschwunden sind, bleiben nur Chromosom-Paare übrig, wie in den spätesten Prophasestadien bei einer normalen Reduktionsteilung. Während sich hier die Chromosomen eines Paares jedoch allmählich nähern, um echte Gemini zu bilden, wird bei *Erophila* der Abstand, welcher schon in den späten Spiremen zwischen den Chromatinklümpchen besteht, nicht mehr kleiner. Es treten Schein-Gemini auf, so wie sie in den Fig. 19 und 20 abgebildet sind. Die Chromosomen sind ziemlich kurz und länglich oval. Die Schein-Gemini sind oft verschieden voneinander, aber die beiden Chromosomen eines Paares sind immer ungefähr gleich. Sogar in diesem Stadium ist der Nucleolus meistens noch zu sehen, er färbt sich jedoch nicht mehr sehr stark.

Jetzt endet die heterotypische Phase und die Kernteilung der Embryosackmutterzelle geht in diesem sehr späten Stadium noch in eine typische Phase über. Die beiden Chromosomen eines Paares spalten sich normal, so wie sie dies auch bei einer somatischen Teilung tun. Die Kernteilungsspindel in Seitenansicht (Fig. 21) zeigt eine verschwommene Metaphase. Die Chromosomen liegen dicht zusammengedrängt und sind nicht von einander zu unterscheiden. Eine deutliche V-Form der Chromosomen,

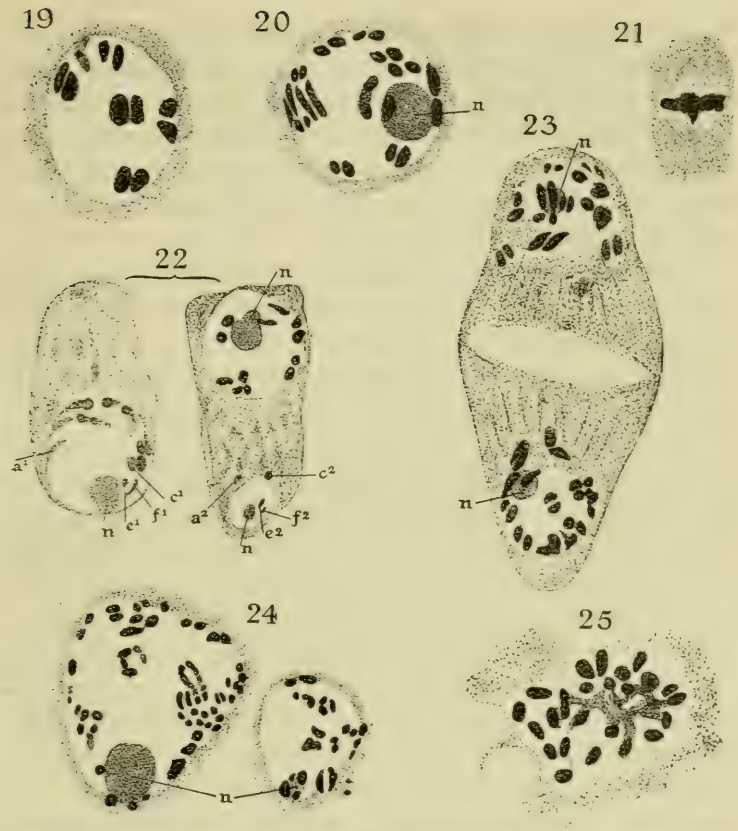


Fig. 19—25. **19** Schein-Diakinese der Embryosackmutterzelle von *E. cochleoides*. **20** Idem von *E. confertifolia*. **21** Kernteilungsspindel der Embryosackmutterzelle von *E. confertifolia*. **22** Anaphase der Embryosackmutterzelle-Teilung von *E. cochleoides* in zwei Schnitten. Der obere Kern zeigt deutlich 12 Chromosomen; in dem Unteren sind auch 12 Chromosomen vorhanden, aber nicht mehr so deutlich, a^1 und a^2 u. s. w. sind Teile vom gleichen Chromosom. **23** Idem von *E. confertifolia*. Hierbei hat sich schon eine Zellwand gebildet. In beiden Kernen sind 24 Chromosomen vorhanden. **24** Schein-Diakinese einer Embryosackmutterzelle von *E. violaceo-petiolata* in zwei Schnitten. **25** Kernplatte in Polansicht von *E. violaceo-petiolata* mit 24 Chromosomen. n = Nucleolus Vergr. **19, 20, 22, 23, 24**: 1466 ×; id. **21**; 733 ×; id. **25**; 980 ×.

welche nach den Polen gezogen werden, wurde nie beobachtet. Sehr bemerkenswert ist es, dass die Chromosomen, welche in der Prophase zusammen Schein-Gemini gebildet haben, eine so starke Affinität zu einander besitzen, dass sie sogar, wenn sie bei den Polen angelangt sind, noch neben einander liegen, gleich weit von einander entfernt wie vor der Teilung.

Während bei einer normalen Reduktionsteilung eine Interkinese mit einer teilweisen Alveolisierung der Chromosomen auftritt, gehen die Tochterkerne bei dieser *Erophila*-Kleinart in ein wirkliches Ruhestadium über. Dies geschieht jedoch nur sehr allmählich. Wenn die Chromosom-Paare in der Anaphase bei den Polen angelangt sind, bleiben sie erst noch einige Zeit so liegen. In diesem Stadium sind sie deutlich zu unterscheiden und zu zählen. In keinem Meta- oder Anaphase-Stadium ist überhaupt etwas von einer „zweiten Spaltung der einzelnen Chromosomen für eine folgende homoiotypische Teilung zu beobachten, so wie sie bei der Reduktionsteilung immer vorhanden sein soll. Während die Chromosom-Paare sehr allmählich undeutlicher werden und sich ein neues Fadenwerk bildet, treten die Nukleolen von neuem hervor, die Kernumrisse erscheinen wieder und die Bildung einer neuen Zellwand setzt ein. Anaphasestadien, in welchen die Chromosomen noch deutlich gezählt werden können, sind wohl die exaktesten Beweise für die Apogamie, wenigstens für die Ausschaltung der Reduktionsteilung, bei den untersuchten *Erophila's*. Fig. 22 stellt eine Anaphase der Embryosackmutterzelle von *E. cochloides* und Fig. 23 eine solche von *E. confertifolia* dar. Bei beiden sind in den Tochterkernen die diploiden Chromosomenzahlen zu zählen. Die starke Affinität tritt hier sehr deutlich hervor. Der untere Tochterkern in Fig. 22 geht schon ins Ruhestadium über, die Chromosomen sind nicht mehr so deutlich wie in dem oberen Tochterkern. Das Mikrotommesser hat den unteren Kern in zwei Teile

zerlegt, aber die zusammen gehörenden Chromosomteilchen sind noch gut zu erkennen. Die Kernruhe tritt nach dem Abschluss dieser halbheterotypischen Teilung ein und es wird eine Dyade gebildet, deren Zellen sich längere Zeit nicht auf's Neue teilen. Jetzt tritt schon häufig die vorher erwähnte Degeneration der oberen Tochterzelle ein, während die untere sich noch vollkommen in Ruhe befindet (Fig. 16). Schliesslich fängt eine neue Teilung in der unteren oder in beiden Tochterzellen an und die Tetrade wird gebildet.

Die zwei wichtigsten Abweichungen von der normalen Reduktionsteilung sind also diese:

1.) die heterotypische Teilung endet noch im letzten Moment, um Platz für die typische Teilung zu machen, wodurch die Tochterkerne die diploide Chromosomenzahl erhalten;

2.) die Tetradebildung ist verspätet, weil die Tochterkerne nicht im Interkinesestadium verharren und sich nachher gleich wieder teilen, sondern erst eine normale Zell- und Kernruhe durchmachen.

Bei *E. violaceo-petiolata* tritt die eigenartige Erscheinung des Zerfalls der Chromosomen nicht nur bei vegetativen Zellteilungen auf, sondern auch in Embryosackmutterzelle und Pollenmutterzelle.

Die Embryosackmutterzelle von *E. violaceo-petiolata* durchläuft dieselben Entwicklungsstadien der Prophase wie die gleichen Zellen bei den anderen Kleinarten. Aller Wahrscheinlichkeit nach findet auch hier eine halbheterotypische Teilung statt, wodurch diploide Tochterzellen entstehen. Mit absoluter Sicherheit war dies nicht festzustellen, weil hier, nach den normalen Synapsis- und Spiremstadien, das Chromatin sich nicht in genau solchen Chromosomen sammelt wie bei den anderen Kleinarten. Wenn dies wohl der Fall wäre, so könnte kurz vor und

kurz nach der Teilung die Chromosomenzahl festgestellt werden und dadurch mit absoluter Sicherheit die Frage der Reduktionsteilung beantwortet werden. Aber auch in der Embryosackmutterzelle tritt der Zerfall in zahllosen Chromosomteilchen auf. Aus dem Spirem sollten sich eigentlich 12 Chromosomen entwickeln, in 6 Paaren gelegen (nicht Gemini, wenigstens wenn auch hier die Reduktionsteilung ausgeschaltet ist). Es kommen wohl Paare zum Vorschein, jedoch keine Paare von deutlichen grossen Chromosomen, sondern von kleinen Chromatinteilchen. Die Teilchen sind den Chromatinpartikeln aus der Prophase von vegetativen Teilungen dieser Kleinart ähnlich, allein liegen sie jetzt viel deutlicher paarweise. *E. violaceo-petiolata* besitzt also nicht solche Schein-Gemini wie die anderen Kleinarten, sondern diese Schein-Gemini sind hier in zahllose Pärchen zerfallen. Fig. 24 zeigt eine solche Embryosackmutterzelle in zwei Schnitten, welche zusammen gehören. Es treten hier ungefähr 70 Teilchen auf. Auch andere Zahlen wurden vielfach beobachtet, 50, 60, 80 bis 100. In einigen solchen Schein-Diakinesen war noch zu sehen, dass die Paare hintereinander angeordnet waren, was darauf hindeutet, das hier die Teilchen durch Zerfall der Schein-Gemini entstanden sind.

Die Kernplatte, welche nur in Seitenansicht gesehen wurde, ist bei *E. violaceo-petiolata* so zusammen gedrängt, dass nicht zu sehen war, ob auch in der Metaphase wieder die normale Chromosomenzahl 12 hergestellt wurde. Die anaphasischen Stadien zeigen wieder viele Chromatinteilchen. Weil die Zahlen jedoch sehr wechselnd waren, konnte hier der exakte Beweis für das Ausbleiben der Reduktionsteilung nicht durch solche Stadien geliefert werden. Wenn z.B. in einem Anaphasestadium, in welchem überhaupt die Zählung sehr schwierig ist, 60 Körner zu zählen sind, so können diese genau so gut durch Zerfall von 6 als von 12 Chromosomen entstanden sein.

Trotzdem wurde schliesslich der exakte Beweis geliefert. Die Tatsache, dass die verspätete Tetradebildung bei *E. violaceo-petiolata* genau so vor sich geht wie bei *E. cochleoides* und *E. confertifolia* deutet schon darauf hin, dass auch die Chromosomenzahl bei ersterer Kleinart wahrscheinlich nicht reduziert wird. Hierüber erhielt ich durch einige schöne Endosperm-Teilungsstadien Sicherheit. Bei den *Erophila*-Kleinarten verschmelzen die beiden Polkerne immer mit einander zu einem grossen zentralen Embryosackkern. Wenn keine Reduktionsteilung stattgefunden hätte, müssten die Endospermkerne eine Chromosomenzahl besitzen, welche zweimal so gross wie die diploide Zahl sein müsste, in diesem Fall also 24. Der Beweis wurde nun durch eine sehr schöne Kernplatte in Polansicht, welche in Fig. 25 dargestellt ist, erbacht. Sehr deutlich sind die Enden von 24 Chromosomen zu zählen, wovon verschiedene schon nach den Polen gezogen werden.

Hierdurch wurde also festgestellt, dass die Chromosomenzahl-Reduktion in allen drei untersuchten Kleinarten unterbleibt. Weil die Embryosackentwicklung normal vor sich geht und die Eizelle ohne Befruchtung das Embryo bildet, ist es sicher, dass hier Apogamie, nach der Strasburger'schen Nomenclatur, auftritt.

Diese Apogamie ist wahrscheinlich eine sehr junge. Während bei anderen apogamen Pflanzen die Tetradebildung ganz unterbleibt oder nur Dyaden gebildet werden, ist hier die Zahl der Zellteilungen noch dieselbe wie bei normal geschlechtlichen Pflanzen. In dieser Hinsicht sind mit den apogamen *Europhila's* nur die Eualchimillen, *Thalictrum purpurascens* und *Houttuynia cordata* zu vergleichen. Bei diesen Pflanzen findet der Uebergang von der heterotypischen in die typische Teilungsphase jedoch eher statt. Vielleicht tritt bei *Houttuynia cordata* auch eine Schein-Diakinese auf. Fig. 10[b] der vorläufigen Mitteilung von Shibata und Miyake (1908) über Parthenogenesis bei

dieser Pflanze hat nämlich grosse Aehnlichkeit mit einigen Schein-Diakinesen bei *Erophila cochleoides*. Aber *Houttuynia* hat auch abnorme Pollenbildung, welche bei den *Europhila*-Kleinarten noch normal vor sich geht. Die Apogamie bei diesen Kleinarten ist also von den Vorgängen bei sexuellen Pflanzen weniger abweichend wie die Apogamie in anderen Fällen. Sie wird wahrscheinlich sehr jung sein, was auch aus anderen Erscheinungen, welche im nächsten Kapitel besprochen werden, hervorgeht.

§ 3. Embryosack und Embryo.

Die Embryosackentwicklung ist bei allen drei untersuchten Kleinarten gleich. Die unterste der vier Tetradezellen wird primäre Embryosackzelle. Der Kern teilt sich ziemlich früh. Der Embryosack verharrt längere Zeit im Zwei-Kern-Stadium (Fig. 26). Im allgemeinen besitzt der Embryosack dann noch keine zentrale Vakuole. Erst kurz vor den Kernteilungen, wodurch sie vierkernig wird, bildet sich diese Vakuole. Dies sei hier speziell erwähnt, weil Rutgers (1923) meint, die Vakuolisierung in dem Embryosack sei immer schon im Zwei-Kern-Stadium vorhanden. Dies ist jedenfalls bei diesen drei *Erophila*-Kleinarten nicht der Fall. Es wurde sogar einmal ein Embryosack gefunden, in welchem schon 4 Kerne vorhanden waren und noch nichts von Vakuolisierung zu entdecken war.

Vom Vier-Kern-Stadium geht der Embryosack in das Acht-Kern-Stadium über. Ein solches Stadium mit typischer Anordnung der acht Kerne ist jedoch äusserst selten. Die Antipoden degenerieren nämlich gleich nach ihrer Bildung, vielleicht schon während dieser. Sie werden zerdrückt und sind in den meisten Embryosäcken ganz und gar nicht mehr zu sehen. In dem Embryosack, welcher in Fig. 27 abgebildet ist, sind noch deutlich drei Antipodenreste zu erkennen, in vielen Fällen ist aber auch dies nicht mehr der Fall.

Der Eiapparat sieht meistens sehr regelmässig aus. In dem jungen Embryosack sind Eizelle und Synergiden ungefähr gleich gross. Die Eizelle vergrössert sich allmählich und bekommt einige Vakuolen. Die beiden Synergiden

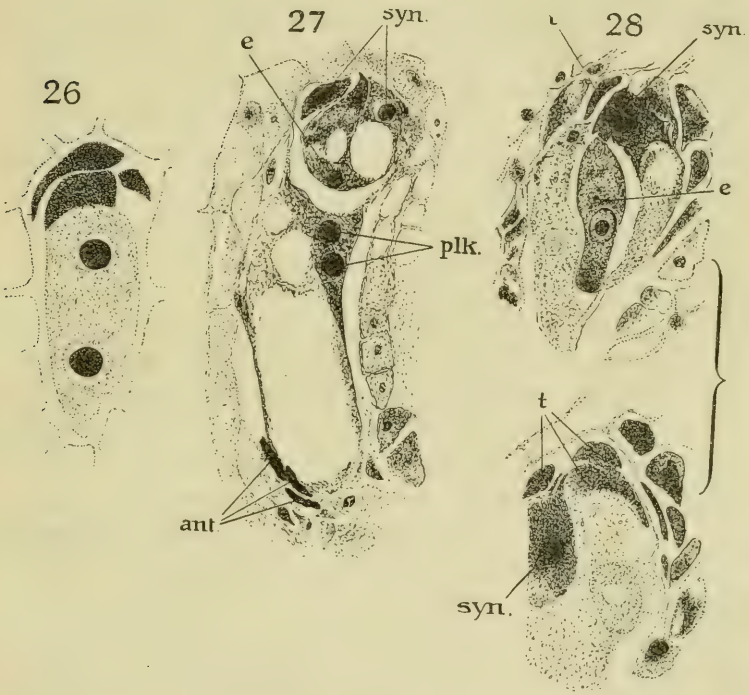


Fig. 26—28. *E. cochleoides.* 26 Embryosack im 2-Kern-Stadium. 27 Embryosack im 8-Kern-Stadium. 28 Eiapparat in zwei Schnitten. e = Eizelle; syn. = Synergiden; plk. = Polkerne; ant = Antipoden; t = Reste der zerdrückten Tetrade-Zellen. Vergr. 26 : 1100 ×; id. 27, 28 : 405 ×.

werden nach den Seiten weggedrückt. In Fig. 27 ist die Eizelle schon erwachsen und eine der Synergiden stirbt ab. In dieser Figur sind die haubenförmigen Tetradereste weggeschnitten; Fig. 28, ein späteres Stadium, zeigt sie

noch deutlich. Nicht nur diese Reste und die Synergiden bilden in Haematoxylin-Präparaten eine dunkle Umrahmung des Eiapparates, auch die Zellen der inneren Zellreihe des Nucellus sterben früh ab und schliessen den ganzen Embryosack in einen dunklen Rand ein. Die Eizelle wächst langsam in das Embryosack-Plasma hinein, während die beiden Polkerne zusammen zu einem sehr grossen, zentralen Kern verschmelzen. Diese Kernfusion bleibt bei einigen apogamen Pflanzen ganz aus, z. B. bei *Balanophora* (Ernst 1914), *Antennaria alpina* (Juel 1900) usw. Bei apogamen Arten von *Alchimilla, Taraxacum* und bei einigen anderen apogamen Pflanzen soll sie jedoch immer vorhanden sein. Tischler (1922) meint, dass dieser Erscheinung keine prinzipielle Bedeutung beizumessen ist.

Der ganze junge Embryosack mit seiner Umrahmung von sich dunkel färbenden Zellen wird von einem dichten Nucellusgewebe umgeben. In den Entwicklungsstadien, in welchen bei normal sexuellen Pflanzen die Befruchtung stattfindet, wurde in sehr vielen Präparaten nach Pollenschläuchen gesucht. Es wurde jedoch in dem Nucellusgewebe kein einziger gefunden. Die Frage, ob überhaupt Pollenschläuche in die Narbe hineinwachsen können, wird noch näher erörtert werden.

Der zentrale Embryosackkern fängt jetzt an, sich zu teilen und bildet die ersten Endospermkerne. Inzwischen verlängert sich die erst mehr rundliche Eizelle und wächst ohne Befruchtung zur primären Embryozelle aus (Fig. 28 e). Die Endospermbildung geht jetzt ziemlich rasch vor sich und wenn die erste Embryozelle sich teilt, sind schon ungefähr 10 freie Endospermkerne vorhanden. Von der Umrahmung mit dunklen toten Zellen ist jetzt nichts mehr übrig geblieben. Die ganze Samenanlage krümmt sich während der Endospermbildung und wird kampylotrop. Der Suspensor wird bei *Erophila* sehr lang, während die Keimbildung regelmässig vor sich geht. Im Grossen

und Ganzen weicht diese letztere nicht von der Keimbildung bei *Capsella bursa pastoris* ab, so wie diese von Hanstein (1870) und Westermaier (1876) eingehend studiert wurde.

Die vier anderen Kleinarten von *Erophila verna* mit 24 Chromosomen, deren Cytologie auch, sei es mehr oberflächlich studiert wurde, lieferten dieselben Resultate wie *E. confertifolia*. Weil nur wenige Präparate von diesen Kleinarten vorhanden waren, konnten nicht alle Stadien gefunden werden. Exakt bewiesen wurde die Ooapogamie bei diesen Kleinarten nicht, weil die Chromosomenzahl in den Gametophytkernen nicht festgestellt werden konnte. Die verspätete Tetradebildung und die, anscheinend ohne Befruchtung, stattfindende Entwicklung und Teilung der Eizelle wurden jedoch genau beobachtet, so dass auch hier bei diesen vier Kleinarten wohl mit genügender Sicherheit apogame Entwicklung angenommen werden darf.

Als wichtigstes Ergebnis ist also gefunden, dass bei den untersuchten Kleinarten von *Erophila verna* die, durch Ausschaltung der Reduktionsteilung, diploid bleibende Eizelle ohne vorhergehende Befruchtung den jungen Keim bildet.

KAPITEL VI.

Die Pollenmutterzelle und der Pollen.

Die Entwicklung der Pollenmutterzelle und ihre Teilung ist bei den apogamen Pflanzen sehr verschieden. Bei einigen ist die Reduktionsteilung vollkommen ausgeschaltet, z.B. bei *Houttuynia cordata* (Shibata und Miyaka 1908), bei anderen wird der Pollen ganz normal gebildet und ist anscheinend sogar funktionsfähig, z.B. bei *Thalictrum purpurascens* (Overton 1909), *Atamosco texana* (Pace 1913) u.a. Auch verschiedene Zwischentypen kommen vor.

Erophila verna, wenigstens die von mir untersuchten Kleinarten, gehören zu dem zuletzt genannten Typus; die Reduktionsteilung der Pollenmutterzelle verläuft gänzlich normal. Es entstehen junge Pollentetraden, deren Zellen die haploide Chromosomenzahl besitzen,

Die Entwicklung ist bei den verschiedenen Kleinarten prinzipiell gleich. Aber auch hier tritt wieder die Erscheinung des Zerfalls der Chromosomen bei *E. violaceo-petiolata* auf. Hier sollen erst kurz die wichtigsten Merkmale von allen Kleinarten und einige speziellen Stadien von *E. cochleoides* und *E. confertifolia* besprochen werden.

Die Pollenmutterzelle beginnt ihre Teilung mit den normalen Prophasestadien. Die Synapsis hält längere Zeit an. Es folgen die Spiremstadien. Die Kerne sind in der Pollenmutterzelle grösser als in den Embryosackmutterzellen, sie bieten den Spiremfäden mehr Platz, und dadurch ist das Netzwerk ziemlich locker. Im Gegensatz zu den Embryo-

sackmutterzellen kann man hier manchmal beobachten, das die Spiremschleifen doppelt sind (Fig. 29).

Die starke Affinität der Chromosonen tritt auch hier wieder bei der Gemini-Bildung hervor. Schon früh legen die Fäden sich neben einander, kontrahieren sich und es entstehen neue Paare, welche ungefähr genau so aussehen wie die Schein-Gemini in der Embryosackmutterzelle. Nur sind die Chromosomen hier in dem gleichen Stadium der Pollenmutterzelle noch nicht so kurz und rundlich. Häufig wurde beobachtet, dass zwei Chromosomen in Kreuzform liegen, so wie Fig. 30 einige zeigt. An den einzelnen Chromosomen wurde oft schon eine Andeutung von der Spaltung in der homoiotypischen Teilung sichtbar (Fig. 30 a).

Während in der Embryosackmutterzelle die heterotypische Phase in diesem Stadium endet, entwickelt sie sich in der Pollenmutterzelle zu einem wirklichen Diakinese-Stadium weiter. Die Chromosomen eines Paares legen sich an einander und die Gemini, so wie sie Fig. 31 zeigt, entstehen. Eine der Gemini in dieser Figur, nl.c, ist noch nicht vollkommen kontrahiert. Die heterotypische Teilung findet auch weiter nach dem normalen Schema statt. Die Dyadenkerne besitzen die haploide Chromosomenzahl. Hier sind sie noch nicht mit Sicherheit zu zählen, weil sie meistens sehr dicht zusammengedrängt liegen. Während und nach der homoiotypischen Teilung kann dies besser geschehen, und es wurden dann auch 6 Chromosomen bei *E. cochleoides* (Fig. 32) und 12 bei *E. confertifolia* gezählt. Chromosomen, welche in der Kernspindel zurückbleiben, wurden nie beobachtet. In den Pollenmutterzellen dieser Kleinarten findet die Reduktionsteilung also normal statt und es entstehen junge Tetraden, welche sich in nichts von denen bei Pflanzen, die sich sexuell fortpflanzen, unterscheiden.

E. violaceo-petiolata zeigt auch wieder den Chromosomenzerfall in den Pollenmutterzellen. Das Bild einer späten Prophase ist dasselbe wie das der Schein-Diakinese

in den Embryosackmutterzellen dieser Kleinart. Auch hier Zerfall in Chromatin-Partikel, welche paarweise liegen bleiben. Der Zerfall ist sogar noch stärker als in den Embryosackmutterzellen; es wurden 80 bis 130 Partikel gefunden. Fig. 33 stellt einen der drei Schnitte einer Pollen-

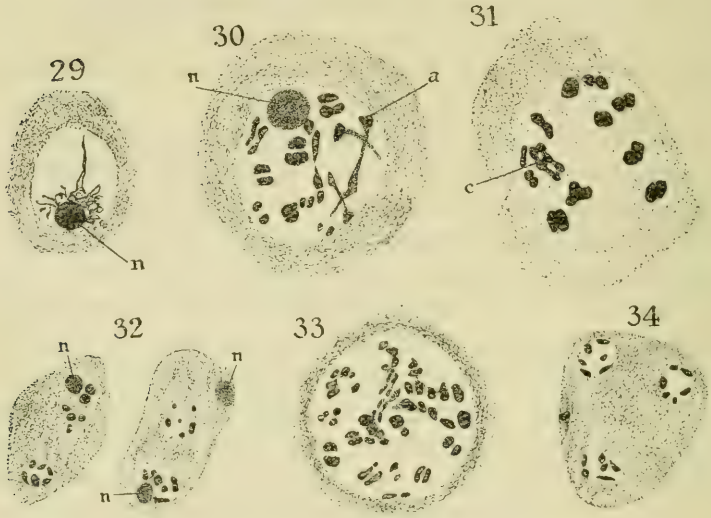


Fig. **29—34.** Pollenmutterzelle-Teilungen. **29** Spirem-Stadium einer Pollenmutterzelle von *E. violaceo-petiolata*. **30** Späte Prophase bei *E. confertifolia*. **31** Echte Diakinese bei *E. confertifolia*. **32** Bildung der Tetrade-Kerne bei *E. cochleoides*. **33** Der Grösste von drei Schnitten durch eine Pollenmutterzelle von *E. violaceo-petiolata* in einem späten Prophase-Stadium. **34** Bildung der Tetrade-Kerne bei *E. violaceo-petiolata*. n = Nucleolus. **29, 32, 34** : 733 ×; id. **30, 31, 33** : 1466 ×.

mutterzelle dar, welche im Ganzen 130 Chromatinteilchen besitzt. Bei der Bildung von Pollen-Tetraden ist in späten Stadien die haploide Chromosomenzahl deutlich fest zu stellen (Fig. 34).

War die Bildung der jungen Tetradezellen noch normal,

so beginnt bei allen drei Kleinarten jetzt allmählich die weitere Entwicklung dieser jungen Zellen, wenigstens bei vielen Pflanzen. Es wurden in gleich alten Antheren nämlich alle möglichen verschiedenen Entwicklungsstadien gefunden. In den meisten Antheren zeigen die jungen Pollenkörner schon vor der Exinebildung deutliche Degenerationserscheinungen. Sie bleiben nicht rund, sondern werden eckig und klein, und plasmolysieren und färben sich oft überhaupt nicht mehr mit Haematoxylin. Tritt die Degeneration erst nach der Exinebildung ein, so wird diese Exine bald zerstört. Der ganze Inhalt einer Anthere sieht dann kümmerlich aus und die Körner bleiben klein. Dass solche Pollenkörner steril sind, ist wohl selbstverständlich. In anderen Antheren werden die Pollenkörner normal gross und ihre Kerne färben sich genau so wie die Kerne von anderen, nicht degenerierten Zellen. Solche Antheren gibt es jedoch nur wenige. Die Pollenkörner sehen hier fertil aus.

Sehr viele andere Antheren, sogar die meisten, besitzen im Anfang gut aussehenden Pollen. Werden sie jedoch älter, so tritt eine Aenderung in den Pollenkörnern auf. Der ganze Inhalt färbt sich plötzlich so pechschwarz, dass überhaupt nichts mehr zu sehen ist als eine grosse schwarze Kugel mit einer Exine, welche in diesem Fall bald zerspringt. Auch solche Körner sind sicher steril, obwohl sie makroskopisch ganz normal aussehen. Die zweite Art Pollenkörner, die anscheinend fertile, kommt am wenigsten vor. Alle drei Arten werden in vielen Pflanzen nebeneinander gefunden; Pflanzen mit nur sterilen Pollenkörnern sind nicht selten.

Wenn eine Anthere sich öffnet, so besitzt sie meistens ziemlich viel gelben, anscheinend gesunden Pollen. Weil jedoch die Pollenkörner relativ klein sind und jede Anthere eine Unmenge Körner enthält, ist ohne Mikroskop nie zu sehen, ob die Anthere viele Körner von dem zu zweit genannten Typus besitzt, oder hauptsächlich sterilen Pollen.

Wie bekannt sind alle Narben schon früh mit Pollen bedeckt. Bei vielen hunderten Längsschnitten durch reife Narben wurde nie eine gefunden, deren Narbe völlig pollenfrei war. Es wurde jedoch bald deutlich, dass die grosse Mehrheit der Körner keimungsunfähig ist. Narben aus eben geöffneten Blüten tragen oft noch fertil aussehenden Pollen. Auf älteren Narben sieht der Pollen jedoch schon viel schlechter aus. Die meisten Körner sind ganz zerdrückt und zerstört, einige zeigen, dass sie versucht haben, einen Pollenschlauch auszutreiben. Bei einigen ist dies in so weit gelungen, als sie einen Schlauch hervorgebracht haben, welcher nicht grösser als zweimal so gross wie das Korn selbst geworden ist. Weiter bringen sie es meistens nicht. In diesen Pollenkörnern, welche also wenigstens zu keimen versucht haben, wurde nach den verschiedenen Kernen des männlichen Gametophyten gesucht, jedoch vergeblich. In den kurzen Pollenschläuchen war wohl oft eine dunkle Stelle zu sehen, ob es aber wirklich Kerne waren, konnte nicht festgestellt werden. Dies war auch sehr schwierig, weil die Pollenschläuche während des Absterbens ganz schwarz wurden.

In einigen Narben wurden schliesslich Pollenschläuche entdeckt. Eigenartig dabei ist, dass es wahrscheinlich nicht nur von dem Fertilitätsgrad der Pollenkörner abhängig ist, ob die Schläuche eindringen, denn sie wurden zufällig gerade bei Pflanzen gefunden, bei welchen nur sehr wenig Pollenkörner von dem anscheinend fertilen Typus vorhanden waren. Wurde jedoch in einem Narbenschnitt ein Pollenschlauch gefunden, so konnten nachher immer noch verschiedene andere in derselben Narbe entdeckt werden. Im Ganzen wurden sie in vier Narben gefunden, während alle anderen völlig pollenschlauchfrei waren. Wahrscheinlich wirkt also die Beschaffenheit der Narbe auch mitbestimmend, ob die Schläuche eindringen können oder nicht.

Die Schläuche wachsen zwischen zwei Papillen durch

und in das Narbengewebe hinein. Viel weiter dringen sie meistens nicht vorwärts. Im Griffel angelangt, stellen die meisten ihr Wachstum ein und die Pollenschläuche sterben ab. Das ist sehr deutlich zu sehen, weil die unteren Spitzen der Schläuche sich durch Austritt des Chromatin aus den Kernen schwarz färben. Auch noch ziemlich viel später, nachdem die Schläuche ihr Wachstum eingestellt haben, sind sie durch diese Färbung in Narbe und Griffel aufzufinden. Tiefer als halbwegs in den Griffel dringen die Pollenschläuche eigentlich nie ein. Nur einmal wurde einer unten im Griffel gefunden, jedoch noch sehr weit von den Plazenten und Samenanlagen entfernt. Diese letzteren sind immer vollkommen frei von Schläuchen.

Es zeigt sich also, dass die meisten Pollenkörner steril sind, aber auch, dass ein Teil wenigstens einen solchen Fertilitätsgrad erreicht haben, dass sie Pollenschläuche aussenden können, welche allerdings ihr Ziel nicht erreichen. Um zu untersuchen, ob dieses Nichteindringen auf Empfängnisunfähigkeit der Narben oder nur auf Pollensterilität zurückzuführen ist, wurden einige künstliche Pollenkulturen versucht. Solche Kulturen bleiben immer mangelhaft, weil man vorher die chemische Zusammensetzung des natürlichen Keimungsbodens nicht kennt und also auch nicht wissen kann, auf welchem künstlichen Boden die Pollenkörner am besten keimen können. Auch kennt man die optimalen Aussenbedingungen nicht.

Es wurden drei verschiedene Kulturböden benutzt, nämlich zwei Zuckerlösungen von 2 % und 5 % und ein von Paton (1914) empfohlenes Gemisch (modifizierte Knop'sche Lösung). Allen drei Lösungen wurde etwas Agar hinzugefügt und es wurden sowohl Kulturen in Petrischalen als in Hängetropfen versucht. Die Resultate waren jedoch vollkommen negativ. Kein einziges Pollenkorn brachte einen guten Pollenschlauch hervor. Von den Pollenkörnern von *E. violaceo-petiolata* versuchten einige zu keimen, die Exine

bekam Risse, aber Pollenschläuche wurden nie gebildet. Positives lieferten diese Kulturversuche also nicht. Vielleicht lag der Fehler in den Versuchsmethoden. Wenn das Pollen jedoch vollkommen fertil gewesen wäre, dann wäre unbedingt auch der Erfolg dieser Versuche grösser gewesen.

In der Pollenmutterzelle findet also die Reduktionsteilung noch normal statt, aber das Verhalten des männlichen Gametophyten deutet auch auf ein vielleicht erst vor kurzer Zeit stattgefundenes Verlorengehen der sexuellen Fortpflanzungsmöglichkeit hin.

KAPITEL VII.

Ergebnisse und Folgerungen.

---

§ 1. Die Ergebnisse der cytologischen Untersuchungen und die negativen Kreuzungsresultate.

In den drei vorigen Kapiteln wurden die wichtigsten Tatsachen über die Entstehung und Entwicklung der Geschlechtszellen einiger *Erophila*-Kleinarten besprochen und nebenbei auch einiges allgemein Karyologisches dieser Sub-Species festgestellt. Die cytologische Untersuchung ergab zwei wichtige, von einander unabhängige Sachen. Als Hauptergebnis wurde gefunden, dass die untersuchten *Erophila's* ohne vorhergehende Befruchtung einen Keim bilden können und die Erscheinungen, welche mit dieser ungeschlechtlichen Fortpflanzung verknüpft sind, wurden aufgedeckt. Zweitens wurde das sehr eigentümliche Verhalten aller Kerne von *Erophila violaceo-petiolata* gefunden. Dieser Zerfall aller Chromosomen bei der Kernteilung in zahllose Chromatin-Teilchen ist eine bisher allein dastehende Tatsache. Insbesondere die Wiederherstellung der Chromosomen in der Metaphase ist etwas sehr eigenartiges. Diese Erscheinungen sind jedoch erst bei einer einzigen Kleinart gefunden und verschiedene Stadien des Zerfalls müssen noch näher untersucht werden. Deshalb ist es besser, vorläufig noch keine theoretischen Folgerungen aus dem Gefundenen zu ziehen. Der Zerfall ist speziell für das Problem der

Individualität der Chromosomen von grosser Bedeutung. Eine theoretische Betrachtung dieser Erscheinung würde unbedingt zu praematuren Spekulationen führen; darum ist es besser, sie erst näher zu untersuchen. Was ich bisher bei dieser Kleinart fand, ist in den vorigen Kapiteln mitgeteilt. Hoffentlich wird es möglich sein, die Eigentümlichkeiten von *E. violacao-petiolata* näher aufzudecken.

Als Hauptergebnis liegt der Nachweis von Ooapogamie bei den untersuchten *Erophila*-Kleinarten vor. Die Kreuzungsversuche von Lotsy, deren negativen Resultate für ihn die erste Veranlassung waren, eine apomiktische Fortpflanzungsweise zu vermuten, sind hierdurch aufgeklärt. Wäre es ihm nicht gelungen, die Kastration auszuführen, so würde die ganze *Erophila*-Frage jetzt noch genau so unklar sein wie vorher. Nun jedoch hier die Apogamie sicher festgestellt worden ist, ist nicht nur die Unveränderlichkeit der Sub-Species verständlich geworden, sondern liegt auch die Möglichkeit vor, die eigenartigen Kreuzungsresultate von Rosen zu erklären.

In den vorigen Kapiteln ist mitgeteilt, wie die Entwicklung der Sporenmutterzellen, der Embryosäcke und der Pollenkörner vor sich geht. Die Embryosackmutterzelle beginnt ihre Teilung normal heterotypisch und erst spät vor dem eigentlichen Teilungsschritt ändert sie sich so, dass sich die einzelnen Chromosomen typisch spalten, wodurch die Tochterkerne diploid bleiben. Die Tetradebildung verzögert sich nur einige Zeit und die Embryosackbildung findet im allgemeinen normal statt. Aber die diploide Eizelle braucht keine Befruchtung und bringt, ohne weitere Anregung, einen Embryo hervor. Die Pollenmutterzelle bildet durch eine normale Reduktionsteilung haploide Pollenkörner. Erst bei der weiteren Ausbildung der Pollenkörner treten Degenerationserscheinungen auf und weitaus die meisten Pollenkörner sind steril. Die Abweichungen vom normalen Schema sind also gering. Dieses, zusammen mit der Tatsache, dass

Rosen über geschlechtliche *Erophila*-Kleinarten verfügte, macht es wahrscheinlich, dass das Auftreten von Ooapogamie hier eine relativ junge Erscheinung ist. Nicht alle *Erophila's* sind also apogam. Ob vielleicht sexuelle Arten auf die Dauer apogam werden, ist noch ein ungelöstes Problem. Es wird im nächsten Paragraphen bei der Behandlung der Frage, ob Rosen's F_2-Kleinarten vielleicht gerade durch Apogamie konstant geworden sind, noch besprochen werden.

Von den drei untersuchten apogamen Kleinarten besitzen zwei die vegetative Chromosomenzahl 12, während die dritte, *E. confertifolia,* 24 als Chromosomenzahl hat. Wie bekannt, kommt es oft vor, dass apogame Arten eine doppelt so grosse Chromosomenzahl besitzen wie die nächstverwandten sexuellen Formen. Verschiedene Forscher, insbesondere Strasburger (1910 a), nahmen darum an, dass Chromosomenverdoppelung den Verlust der sexuellen Fortpflanzung veranlassen könnte. Sicher ist dies jedoch nicht, denn es gibt verschiedene apogame Arten mit anderen, meistens noch wieder höheren Chromosomenzahlen als die doppelten Zahlen der verwandten sexuellen Arten. Die Zahlen der untersuchten *Erophila*-Kleinarten sind für apogame Pflanzen sehr niedrig. Die Zahl 24 kommt auch vor bei *Atamosco texana* (Pace 1913) und bei *Chara crinita* (Ernst 1917 a). Die Zahl 12, wie sie *E. cochleoides* und *E. violaceo-petiolata* besitzen, wurde noch nie bei apogamen Pflanzen gefunden. Die niedrigste, bisher ermittelte Zahl war 14—16 bei *Chondrilla juncea* (Rosenberg 1912) und dies war schon eine grosse Ausnahme. Wären die beiden *Erophila's* mit 12 Chromosomen sexuell gewesen und *E. confertifolia* mit 24 Chromosomen apogam, so würden die *Erophila's* besser in die Reihe der apogamen Pflanzen passen. Unter den nahe mit *Erophila verna* verwandten Arten sind nur die Chromosomenzahlen von *Lunaria biennis* und von *Capsella bursa pastoris* (Laibach 1907) bekannt, nämlich 24 bezw. 32, also höhere Zahlen

als die niedrigste, welche bei *Erophila* gefunden wurde. Bei *Erophila* kann also die Hypothese der Chromosomenverdoppelung in apogamen Species abgelehnt werden, so wie diese in letzter Zeit auch in anderen Fällen abgelehnt worden ist.

Bemerkenswert ist es, dass *E. confertifolia*, welche von Dr. Lotsy und von mir lange Zeit als ein Bastard zwischen den beiden anderen untersuchten Kleinarten angesehen wurde, 24 Chromosomen besitzt und die beiden als Eltern angesehenen Kleinarten jede nur 12. *E. confertifolia* ist äusserlich sehr deutlich intermediair zwischen diesen beiden und ist gerade auch nach einem Kreuzungsversuch von Dr. Lotsy zum ersten Male gefunden. Es wäre jedoch schon sehr eigenartig, dass gerade einer von den 201 aus dieser Kreuzung entstandenen Samen sexuell erzeugt wäre, aber unmöglich wäre es nicht. Erst die cytologischen Funde haben den sicheren Beweis erbracht, dass *E. confertifolia* nicht ein solcher Bastard sein kann und dass die äusseren Merkmale hier nur einen Bastard vorgetäuscht haben.

Die Chromosomen liegen nämlich bei *E. confertifolia* in vegetativen Zellen sehr schön paarweise und die Paare sind sehr verschieden. Bei *E. cochleoides* ist die Form der Chromosomen und der Paare ganz anders. In mehreren Hinsichten sind die Chromosomen der drei Kleinarten von einander verschieden. Aber auch wenn dies nicht so wäre, beweisen dennoch andere Tatsachen, dass die 24 Chromosomen von *E. confertifolia* nicht aus zwei verschiedenen Geschlechtszellen von den beiden anderen Kleinarten zusammengekommen sein können. Die Pollenkörner von *E. violaceo-petiolata*, welche immer nach einer Reduktionsteilung entstehen, besitzen nie mehr als 6 Chromosomen. Die diploide Chromosomenzahl in den Eizellen von *E. cochleoides* ist 12. Durch eine zufällige abnormale Verschmelzung der beiderlei Geschlechtszellen kann also nie ein Individuum mit 24 Chromosomen entstehen. Eine Befruchtung einer

diploiden Eizelle ist übrigens auch wohl sehr zweifelhaft, wenn nicht ausgeschlossen. Aber auch die Tatsache, dass bei *E. violaceo-petiolata* immer Zerfall der Chromosomen auftritt und bei *E. confertifolia* nie, schliesst ein Mitwirken von Chromosomen ersterer Kleinart in letzterer aus. Die Chromosom-Komplexe sind in den drei Kleinarten gänzlich verschieden und *E. confertifolia* ist also sicher nicht der Bastard, wofür sie angesehen wurde. Hier hat die cytologische Untersuchung gezeigt, wie vorsichtig man bei der Feststellung der Bastardnatur einer Pflanze nur nach äusseren Merkmalen sein muss.

---

§ 2. Die entdeckte Apogamie und die älteren *Erophila*-Untersuchungen.

Obwohl es jetzt sehr wahrscheinlich ist, dass Apogamie in vielen bekannten Fällen vom Konstantbleiben der *Erophila*-Kleinarten den Grund für diese Erscheinung gebildet hat, darf dies doch nicht ohne weitere Untersuchung angenommen werden. Nie wurden von älteren Forschern, wie Jordan, De Bary und Rosen (1889) Versuche gemacht, um die Möglichkeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung zu prüfen. Die andauernde Unveränderlichkeit ist natürlich wohl durch ausschliessliche Selbstbestäubung zu erklären, welche schon in der noch geschlossenen Blüte stattfindet. Hierbei gibt es jedoch grosse Schwierigkeiten. Wenn Autogamie in den geschlechtlichen Kleinarten die einzige Fortpflanzungsmöglichkeit ist und die autogamen Pflanzen konstante Nachkommen in so grossen Mengen liefern, wie das in den bisherigen *Erophila*-Kulturversuchen der Fall war, dann müssten die Formen wohl vollkommen homozygot gewesen sein, denn es trat nie eine auch nur etwas abweichende Form auf. Dies wäre jedoch eigenartig, weil gerade überall, wo mehrere *Erophila*-Kleinarten zusammen gefunden

wurden, diese sehr nahe mit einander verwandt waren und meistens nur an einem Fundort vorkamen. Sie sind also wahrscheinlich am Fundort entstanden. Hierbei muss wohl gleich an Bastardierung gedacht werden. Vollkommene Homozygotie bei all diesen zusammen vorkommenden Kleinarten ist also sehr unwahrscheinlich. Wie ist es dann aber möglich, dass alle Formen dennoch unveränderlich bleiben, wenn sie sich sexuell fortpflanzen?

Aber es liegt noch eine andere Schwierigkeit vor. Von Rosen und anderen Forschern ist festgestellt worden, dass Selbstbestäubung wohl sehr allgemein vorkommt, aber dass auch Fremdbestäubung möglich ist. Gerade dadurch hat Rosen seine eigenartigen Resultate erzielt. Nun wäre es doch wohl sonderbar, dass in der Natur nie eine zufällige Kreuzbestäubung auftreten würde. Nimmt man sexuelle Fortpflanzung als die einzige Möglichkeit an, dann hat nie eine Kreuzbestäubung stattgefunden, denn alle Forscher sahen, dass die *Erophila's* in der Natur konstant blieben. Eine so absolute Konstanz bei nicht obligat autogamen Pflanzen, welche sich normal sexuell fortpflanzen, kommt mir sehr unwahrscheinlich vor.

Jetzt, wo bei drei *Erophila*-Kleinarten die Apogamie sichergestellt ist, nachdem Kastrationsversuche sie schon wahrscheinlich gemacht hatten, und Apogamie nun auch bei anderen, ohne spezielle Absicht gesammelten Kleinarten gefunden ist, ist die Möglichkeit sehr gross, dass Apogamie eine Erscheinung ist, welche sehr allgemein bei *Erophila verna* vorkommt. Dann ist die Unveränderlichkeit der bisherigen *Erophila*-Kulturen ohne Schwierigkeit zu erklären, denn die *Erophila's*, ob sie nun Homozygoten sind oder nicht, können dann nichts anderes hervorbringen als ihresgleichen. Mit absoluter Sicherheit ist dies natürlich nur durch cytologische Untersuchung der betreffenden *Erophila's* zu beweisen.

Es bleiben noch die sexuellen Kleinarten von Rosen

(1911) zu besprechen übrig und es soll untersucht werden, ob jetzt vielleicht Rosen's Resultate besser zu verstehen sind. Im Kapitel I sind sie schon genannt und sie brauchen also hier nicht einzeln noch einmal wieder aufgeführt zu werden. Sehr viele seiner Kreuzungsversuche hatten ein negatives Resultat. Im Kapitel I § 2 habe ich schon mitgeteilt, dass dieses Resultat keine Folge vom Zufall oder von Fehlern in der Kreuzungsmethode sein kann. Warum haben dann so viele Kombinationen nur der Mutter gleiche Nachkommen geliefert? Auch hier kann m. E. die Ursache wieder mit grosser Wahrscheinlichkeit in Apogamie gesucht werden. Die Rosen'schen Zahlen sind jedoch ziemlich klein und unmöglich ist es nicht, dass, wären die Nachkommenschaften grösser gewesen, zwischen den apogam entstandenen Tochterpflanzen ein oder mehrere sexuell erzeugte Bastarde aufgetreten wären, ebenso wie andere von Rosen versuchte Kombinationen grösstenteils der Mutter gleiche Nachkommen und nur vereinzelte Bastarde hervorbrachten.

Es können gleich einige Rosen'sche Kombinationen aus der Besprechung ausgeschaltet werden, weil Rosen selbst mitteilt, dass die Bastarde der Mutter so ähnlich waren, dass sie nicht ganz sicher als solche zu erkennen waren, nl. *E. cochleata* × *stricta* und *E. stricta* × *cochleata*. Auch andere Bastarde sind sehr schwierig von der Mutter zu unterscheiden, während drei Kombinationen nur einen einzigen Bastard lieferten. Bei sechs Kombinationen traten unter den Nachkommen ziemlich viele Bastarde auf. Hier ist es also sicher, dass die benutzten Kleinarten sich sexuell fortpflanzen konnten. Es ist jedoch möglich, dass diese Kleinarten partiell apogam waren, dass sie sowohl diploide als haploide Eizellen hervorbrachten und dass es von der Beschaffenheit des bestäubenden Pollens abhing, ob sexuelle oder apogame Keime gebildet wurden. Diese Möglichkeit ist hypothetisch, aber sicher nicht ausgeschlossen, weil

Rosen z. B. aus den Kombinationen *E. elata* × *chlorina* und *E. elata* × *stelligera* keine Bastarde erhielt, während von den 25 Nachkommen von *E. elata* × *cochleata* 10 Bastarde waren. Dies wäre so zu erklären, dass *E. elata* beiderlei Eizellen besässe, dass die diploiden Eizellen jedoch nur dann apogame Keime hervorbringen könnten, wenn keine oder nicht genügend Pollenschläuche von Kleinarten mit sexuell ausreichender Affinität zu *E. elata*, an den haploiden Eizellen anlangten. Wäre dieses Letzte wohl der Fall, so könnten auch geschlechtliche Keime entstehen. *E. chlorina* und *E. stelligera* könnten entweder überhaupt keine fertilen Pollenkörner geliefert haben oder die Affinität ihrer Kerne zu *E. elata* wäre nicht gross genug. So wäre klar, dass diese beiden Kombinationen keine Bastarde liefern könnten. Hätte *E. cochleata* nun wohl solche Pollenkörner besessen, so wären dadurch die Bastarde von *E. elata* × *cochleata* erklärt.

Wird also partielle Apogamie mit verschiedener Beschaffenheit des Pollens, — vielleicht vollkommene oder partielle Sterilität — angenommen so sind die Rosen'schen Kreuzungsresultate sehr gut zu erklären. Solange die Apogamie-Möglichkeit nicht auch bei diesen Kleinarten durch exakte Untersuchungen festgestellt ist, bleibt das Obengesagte noch Hypothese.

Wie ist jedoch das plötzliche Konstantwerden der F_2-Bastarde von *E. cochleata* × *radians* zu deuten? Die Zahl der F_1-Bastarde war hier bekanntlich eine grössere; die sexuelle Fortpflanzungsmöglichkeit von *E. cochleata* war sehr stark. F_1 war metroklin intermediair und scheinbar monomorph, während in F_2 die neuen Typen auftraten, welche in späteren Generationen konstant blieben. In F_2 entstanden also eigentlich neue Kleinarten. Da nun Konstantbleiben von *Erophila's* durch Apogamie sehr oft vorzukommen scheint, fällt ein ganz neues Licht auf diese F_2-Generation und obwohl auch dies nur wieder exakt

cytologisch zu beweisen wäre, ist es sehr wahrscheinlich, dass die geschlechtiche Fortpflanzung hier der apomiktischen Platz gemacht hat.

Diese Annahme wird auch von anderen Tatsachen gestützt. In der F_3-Generation ist nämlich die Fertilität, welche in den geschlechtlichen Generationen sehr verringert war, wieder auf die normale Höhe gestiegen. Die, wahrscheinlich abnormale, geschlechtliche Phase wurde also von abnehmender und die konstant bleibende, wahrscheinlich ungeschlechtliche Phase, von normaler Fertilität begleitet. Diese plötzliche Aenderung der Fruchtbarkeit findet gleichzeitig mit einer wichtigen Aenderung in der Pflanze selbst statt. Nichts kann dies nun besser erklären als gerade Apogamie.

Die abnehmende Fertilität zeigt schon, dass eine Kreuzung wie die oben Genannte nicht die normale Fortpflanzungsweise darstellt. Nun gibt es zwei andere mögliche Fortpflanzungsweisen der Mutterpflanze *E. cochleata*. Entweder sie ist obligat sexuell; die Fertilität bleibt aber nur bei Autogamie normal und allein so kann *E. cochleata* als Sub-Species konstant erhalten bleiben. Oder sie ist partiell apomiktisch und kann ungeschlechtlich Keime bilden, wahrscheinlich aus diploiden Eizellen, aber auch geschlechtlich aus haploiden, befruchtungsbedürftigen Eizellen.

Gegen erstere und für letztere Möglichkeit sprechen zwei Sachen. Erstens kamen in der F_2 von *E. cochleata* × *radians* ebenso viele verschiedene Typen vor wie es Individuen gab. Dies wäre, so wie Rosen auch sagt, vielleicht noch wohl mendelistisch zu erklären. Aber wenn die Eltern wirklich reine Arten gewesen sind, dann ist es doch ziemlich eigenartig und eine grosse Besonderheit, dass von 200 Individuen nicht einmal zwei einander gleich waren. Viel besser zu verstehen, sogar vollkommen selbstverständlich, ist diese Vielgestaltigkeit jedoch, wenn die Eltern selbst heterozygotisch gewesen sind. Die Tatsache, dass Rosen's F_1 scheinbar monomorph war, ist dann

natürlich unverständlich. Die Zahlen seiner F_1-Pflanzen waren jedoch viel zu gering um daraus Schlüsse zu ziehen betreffs der Homozygotie der P_1-Pflanzen. Leider zeigt Rosen's Verhandlung keine Abbildung von einer ganzen F_1-Generation. Die Unterschiede der *Erophila's* treten im allgemeinen erst deutlich hervor, wenn die Pflanzen in einem ziemlich alten Stadium gekommen sind. Es ist mir selbst oft passiert, dass ich einen *Erophila*-Bestand als monomorph ansah, dass es sich jedoch erst nach vielen Wochen zeigte, dass mehrere Typen in diesem Bestand vorkamen. Darum und auch wegen der geringen Zahlen der Pflanzen, kommt es mir vor, wahrscheinlich zu sein, dass Rosen's F_1-Generationen nur scheinbar monomorph gewesen sind und dass sie mehreren, vielleicht nur wenig von einander verschiedenen, Formen enthalten haben. Erst in den F_2-Generationen, welche viel grösser waren, ist die Polymorphie deutlich hervorgetreten. Dann brauchen für die Rosen'schen Fälle auch keine Hilfshypothesen gesucht zu werden und sind es nur komplizierte Mendel-Fälle. Bei Autogamie würden diese *Erophila's* nicht konstant bleiben, bei apogamer Fortpflanzung natürlich wohl, und ihre heterozygote Natur wird erst bei zufälligen Kreuzungen deutlich. *E. cochleata* und andere partiell apogame Kleinarten sind dann mit den neuen heterozygoten F_2-Typen vollkommen zu vergleichen und vielleicht auf genau dieselbe Weise entstanden. Für diese Fortpflanzungsweise spricht ferner noch, dass auch andere Kombinationen mit *E. cochleata* als Mutterpflanze sowohl Bastarde wie konstante Nachkommen lieferten, wenn auch die Zahl der Bastarde kleiner war als bei *E. cochleata* × *radians*. Die Beschaffenheit des *radians*-Pollens war wahrscheinlich so, dass die Affinität zu *E. cochleata* grösser war als bei anderen als Vater benutzten Pflanzen.

Das Zutreffen dieser Möglichkeit ist nach der Entdeckung von Apogamie bei *Erophila* sehr wahrscheinlich. *E. coch-*

leata und vielleich auch die anderen Rosen'schen Kleinarten sind dann im normalen Fall apogam und bleiben dadurch konstant. Wird jedoch fremder Pollen mit genügendem Affinitätsgrad und mit voller Fertilität benutzt, dann tritt die geschlechtliche Fortpflanzungsmöglichkeit ans Licht. Es werden Bastarde mit, wegen der abnehmenden Fertilität, beschränkter Existenzmöglichkeit gebildet. In diesen Bastarden sind mutmasslich auch diploide Eizellen vorhanden, aber diese kommen nicht zur Entwicklung, weil vorläufig der eigene Pollen noch einen Affinitätsgrad und eine Fertilität besitzt, durch welche auf sexuellem Wege Keime hervorgehen können. Wenn diese Art der Fortpflanzung scheitert, dann übernimmt die ungeschlechtliche Fortpflanzung die Arbeit und es entstehen konstante, völlig fertile Nachkommen.

Eine Erklärung von Rosen's Resultaten wird aber solange hypothetisch bleiben, als seine Kleinarten nicht näher untersucht sind. Die hier genannte Hypothese beruht jedoch auf festem Grund, weil es sichergestellt wurde, dass Apogamie bei *Erophila*-Kleinarten vorkommt, und, weil die Wahrscheinlichkeit gross ist, dass sie auch in Rosen's Kleinarten eine Rolle gespielt hat.

Auch die Kreuzungsresultate der anderen Rosen'schen Kombinationen können mit Hilfe von Apogamie sehr einfach aufgeklärt werden. Wahrscheinlich hat der genannte Forscher mit einem Komplex von vielen, partiell apogamen Kleinarten gearbeitet. Die Frage, ob diese Kleinarten vielleicht im Begriff stehen, gänzlich ungeschlechtlich zu werden, wird im nächsten Paragraphen besprochen werden.

---

§ 3. Theoretisches über die Entstehungweise der apogamen *Erophila*-Kleinarten.

Aus dem Vorigen geht hervor, dass die neuen Formen aus der F_2 von *E. cochleata* × *radians* als Neukombinationen

angesehen werden können, welche nach einer Bastardierung ausgespaltet worden sind und durch Aenderung des Fortpflanzungsmodus konstant blieben. Sie bilden also die ersten Individuen von F_2-Klonen, von apogamen „neuen Arten". Im normalen Fall pflanzen sich die *Erophila's* wohl nicht sexuell fort, obwohl sie die Möglichkeit besitzen, dies unter besonderen Bedingungen zu tun, sonst würde die Nachkommenschaft der Pflanzen, welche, wie ich zeigte, heterozygotisch sein müssen, nicht so konstant sein. Der Fortpflanzungsmodus von den von mir untersuchten Kleinarten ist apomiktisch, aber dieser Modus weicht nur so wenig von dem normal sexuellen Fortpflanzungsmodus ab, dass er relativ jung sein muss. Wahrscheinlich sind diese Kleinarten früher normal geschlechtlich gewesen und erst allmählich apomiktisch geworden.

So wie *E. cochleata*, so können wahrscheinlich alle *Erophila*-Kleinarten auf beiderlei Weisen Nachkommen hervorbringen, bis sie obligat apogam werden. Von diesem letzteren Stadium war *E. cochleata* noch weit entfernt. Wie weit die von mir untersuchten Kleinarten hiervon entfernt sind, ist nicht festzustellen. Sie haben in den Kulturen keine Bastarde hervorgebracht, aber es scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein, dass auch sie unter bestimmten Umständen, wenn sie mit sehr fertilen, fremden Pollenkörnern bestäubt werden, sexuell Keime hervorbringen können. Die Zahl der von mir cytologisch untersuchten Embryosäcke müsste viel und viel grösser sein, bevor mit genügender Sicherheit gesagt werden dürfte, diese Kleinarten bildeten überhaupt nie haploide Eizellen.

Aus den cytologisch gefundenen Tatsachen und aus Rosen's Resultaten wird jetzt wohl klar, wie Kleinarten von *Erophila verna* entstehen können. Die bestehenden Kleinarten sind, wenn sie in gleicher Weise entstanden sind wie die F_2-Klone von *E. cochleata* × *radians*, alle oder fast alle heterozygotisch. Dass sie wirklich so entstanden

sind, dafür spricht nicht nur die entdeckte Apogamie, sondern auch eine andere sehr wichtige Tatsache. Wie schon mehrere Male erwähnt wurde, sind die in einer Gruppe zusammen vorgefundenen Kleinarten in verschiedenen Eigenschaften der F_2-Generation aus *E. cochleata* × *radians* sehr ähnlich. Nun könnte man vielleicht auch an Mutation denken. Dass sie dadurch entstanden sind, ist aber ausgeschlossen, weil es nicht denkbar ist, dass so viele Mutationen gleichzeitig an einem Ort aufgetreten sind, dass nicht einmal zwei ganz dicht zusammen stehende Kleinarten einander mehr ähnlich sind; es ist auch nicht denkbar, dass durch solche plötzliche, massenweise Mutation eine so geschlossene Reihe von nahe nebeneinander wachsenden Formen entstehen würde, wie sie meistens an einem Fundort auftritt.

All dieses is jedoch sehr natürlich, wenn die Kleinarten durch Bastardierung zwischen zwei ziemlich heterozygoten Sub-Species entstanden und dann nachher apogam geworden sind, genau so wie die Kreuzungsresultate von Rosen erklärt wurden. Alles Mitgeteilte deutet also darauf hin, dass viele, vielleicht alle Kleinarten von *Erophila verna* durch zufällige Bastardierung zwischen partiell apogamen Kleinarten entstanden sind. Weil sie selbst auch wieder apogam oder partiell apogam und dabei heterozygotisch sind, dürfen sie eigentlich nur Klone und nicht Arten oder Kleinarten genannt werden. Eine Bastardierung in der Natur ist nicht ausgeschlossen (cf. Rosen 1911 p. 398), aber die Selbstbestäubungsvorrichtungen sorgen dafür, dass Fremdbestäubung nur sehr selten Erfolg haben kann. Und wenn Fremdbestäubung stattfindet, dann sind die männlichen Geschlechtskerne doch nur in sehr wenigen Fällen im Stande, mit haploiden Eizellen, welche sie zufällig erreicht haben, zu verschmelzen. Dadurch kommt es, dass Bastardierung von *Erophila's* in der Natur so selten stattfindet. Wenn aber so eine Bastardierung wohl stattfindet, dann entsteht eine

Gruppe von neuen Kleinarten, von neuen Klonen, so wie sehr oft gefunden wird, und so wie Rosen künstlich eine hergestellt hat.

Diese Entstehungstheorie der *Erophila*-Kleinarten gibt, mit den gefundenen Tatsachen vor Augen, eine sehr natürliche Erklärung der *Erophila*-Frage. Die Polymorphie von *Erophila verna* wird hierdurch begreiflich, aber die vielen Formen dieser Species sind keine Kleinarten, sondern durch Apogamie am Leben erhaltene Klone. Einige dieser partiell apogamen Klone werden bei einer neuen Bastardierung beteiligt und sind dadurch die Eltern oder Grosseltern von neuen Klonen. So entstehen immer andere Formen, welche auch wohl immer neue Formen sind. Daher kommt es, dass beinahe nie zwei an verschiedenen Orten gefundene Kleinarten mit einander zu identifizieren sind und darum hat es auch keinen Zweck, sie genau systematisch zu beschreiben.

Eine letzte Schwierigkeit bleibt nog übrig. Woher kommt es, dass kurz nach der Bastardiering eine neue Fortpflanzungsweise, die Apogamie, auftritt? Hierüber wird nichts mit Sicherheit zu sagen sein, bevor nicht die F_1 und F_2-Generationen cytologisch untersucht sind. Wenn *E. cochleata* partiell apogam ist und nur nach Fremdbestäubung sexuelle Nachkommen liefern kann, warum ist dann nicht gleich wieder F_1 apogam geworden, weil hier wieder Autogamie stattfindet? Besitzen die Bastarde vielleicht eine geschlechtliche und eine apomiktische Tendenz und wird in F_2 die apomiktische stärker und die geschlechtliche schwächer? Das einzige, was feststeht, ist, dass die in F_1 und F_2 so stark abnehmende Fertilität irgend einen Grund hat. Vielleicht is die Affinität zwischen der heterozygoten Eizelle und den gleichfalls heterozygoten Pollenkörnern in F_2 noch kleiner geworden wie in F_1 und werden dadurch nur sehr wenige sexuelle Keime gebildet. In der konstant bleibenden F_3-Generation ist die Fertilität wieder normal,

etwas sehr natürliches, wenn diese Generation apogam ist, und Affinität zwischen zwei Geschlechtskernen keine Rolle mehr spielt. Aber warum hat die apogame Fortpflanzung dann in F_1 und F_2 noch nicht mitgeholfen, um die Fertilität hoch genug zu halten? Ueber die Gründe hierfür ist noch nichts bekannt.

Sicher ist, dass in der überaus polymorphen Species *Erophila verna* Apogamie eine oft vorkommende Erscheinung ist und dass durch Bastardierung neue Formen entstehen können, welche sehr wahrscheinlich auch wieder apogam sind.

Hierdurch bekommt die Theorie von Ernst über Bastardierung als Ursache der Apogamie wieder eine Stütze. Die hybride Natur der *Erophila's* geht mit Apogamie zusammen. Aber diese beiden sind nicht einfach Begleiterscheinungen von einander. Rosen's Versuche haben gezeigt, dass ein kausales Verhältnis zwischen der Bastardierung und dem Auftreten von neuen konstanten Formen besteht, oder, wie jetzt wohl gesagt werden darf, zwischen Bastardierung und Apogamie bei *Erophila verna*. Dieses Verhältnis besteht nicht allein bei den genannten Fällen in künstlicher Kultur. Man darf auch zwischen der Bastardierung in der Natur bei Kleinarten dieser Species und der bei ihnen vorkommenden Apogamie dasselbe Verhältnis annehmen. Wie Bastardierung die Apogamie hervorrufen kann, darüber ist noch nichts mit Sicherkeit zu sagen, aber wahrscheinlich bildet plötzlich abnehmende Fertilität einen notwendigen Schritt auf dem Wege, welcher die beiden Erscheinungen verbindet.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Kreuzungsversuche zwischen *E. cochleoides* und *E. violaceo-petiolata*, welche nur negative Resultate lieferten, lenkten Dr. Lotsy's Aufmerksamkeit auf die Möglichkeit, dass *Erophila*-Kleinarten sich vielleicht apomiktisch fortpflanzen könnten. Es gelang Dr. Lotsy, Blüten von *E. cochleoides* zu kastrieren.

Die Versuche von Dr. Lotsy wurden von mir fortgesetzt und die benutzten Kleinarten cytologisch untersucht.

Diese Kleinarten waren: *E. cochleoides*, *E. confertifolia* und *E. violaceo-petiolata*. Sowohl in den Kulturen Dr. Lotsy's wie auch in den meinen pflanzten sie sich vollkommen konstant fort.

Die Kastration von allen drei Kleinarten gelang. Verschiedene Kreuzungen wurden zwischen ihnen versucht. Die Nachkommen waren alle der Mutter gleich.

Die natürlichen Bestäubungsverhältnisse von *Erophila verna* wurden untersucht. Selbstbestäubung findet immer statt. Fremdbestäubung ist jedoch nicht ausgeschlossen.

Die vegetativen Zellen von *E. cochleoides* und *E. violaceo-petiolata* besitzen 12 Chromosomen, von *E. confertifolia* 24. Die Chromosomen liegen deutlich paarweise und sind in den drei Kleinarten von einander verschieden.

Die Embryosackmutterzellen der untersuchten Kleinarten bilden eine Zelltetrade. Die erste und die zweite Teilung

finden jedoch erst längere Zeit nach einander statt und ein deutliches Dyade-Stadium trennt sie.

Die Embryosackmutterzellen beginnen ihre Teilung heterotypisch mit Synapsis und Spirem. Es wird sogar eine Schein-Diakinese gebildet. Die Chromosomen vereinigen sich jedoch nicht zu Gemini. Nach dieser Schein-Diakinese macht die heterotypische Teilungsphase einer typischen Platz. Die Chromosomen spalten sich einzeln und die Tochterkerne bekommen die vegetativen Chromosomenzahlen. Eine Reduktion dieser Zahlen findet also nicht statt und die Embryosäcke sind diploid.

Der Embryosack bildet sich, meistens nach dem normalen Schema, aus der untersten Tetradezelle.

Die Eizelle bildet ohne vorhergehende Befruchtung einen Embryo.

Die Reduktionsteilung findet in den Pollenmutterzellen normal statt. Die Mehrheit der Pollenkörner ist jedoch steril. Sehr selten wächst ein Pollenschlauch in die Narbe hinein, sein Ziel erreicht er aber nie.

Die drei untersuchten Kleinarten sind also ooapogam, aber die Apogamie ist noch wohl eine ziemlich junge, denn die Abweichungen von der normalen Entwicklung sind gering.

Bei *E. violaceo-petiolata* findet in allen Kernen vor und nach einer Teilung Zerfall der Chromosomen in zahllose Chromatin-Teilchen statt. Auch Embryosackmutterzelle und Pollenmutterzelle zeigen diese Erscheinung. Sie besitzen oft mehr als hundert solcher Teilchen, welche im Schein-Diakinese-Stadium paarweise liegen.

Vier andere Kleinarten von *Erophila verna* wurden mit untersucht, jedoch nicht so eingehend. Im allgemeinen zeigten sie dieselben Erscheinungen wie die drei zuerst genannten Kleinarten. Sie waren alle apogam.

Die Wahrscheinlichkeit ist gross, dass die meisten konstanten Kleinarten von *Erophila verna* apogam sind.

Mit Hilfe von Apogamie wurden die Kreuzungsversuche von Rosen (1911) erklärt.

Die Kleinarten von *Erophila verna* sind wahrscheinlich keine echten Species oder Sub-Species, sondern Klone, welche sich apogam fortpflanzen.

Es ist mir nicht nur eine sehr angenehme Pflicht, aber auch ein grosses Vergnügen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. F. A. F. C. Went am Ende dieser Arbeit meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für seine wertvollen Anregungen und Ratschläge und für sein immer reges Interesse in meinen Untersuchungen.

Literaturverzeichnis.

Bannier, J. P. 1923. Cytological investigations on Apogamy in some elementary Species of *Erophila verna*. Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam, Vol. XXVI.

Baur, E. 1912. Referat über: F. Rosen. Die Entstehung der elementaren Arten von *Erophila verna*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, Bd. VI, p. 186.

Blackburn, K. u. Harrison, J. W. H. 1921. The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour. Ann. of. Bot., Bd. 35, p. 159.

Böös, G. 1917. Ueber Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchimilla*. Lunds Univ. Årsskr., N. F. Bd. 13, N⁰. 4.

Ernst, A. 1909. Apogamie bei *Burmannia coelestis* Don. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.. Bd. 27, p. 157.

——— 1914. Embryobildung bei *Balanophora*. Flora, Bd. 106, p. 129.

——— 1917a. Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, Bd. 17, p. 203.

——— 1917b. Ursprung der apogamen Angiospermen. Vierteljahrschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, Jhrg. 62.

——— 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena.

Ernst, A. u. Bernard, Ch. 1912. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia coelestis* Don. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, Ser. 2, Bd. 10, p. 161.

Farmer, J. B. u. Digby, L. 1907. Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of. Bot., Bd. 21, p. 161.

Frisendahl, A. 1912. Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 48, N⁰. 7.

Hance, T. 1918. Variations in the number of somatic chromosomes in *Oenothera scintillans* de Vries. Genetics, Bd. 3, p. 225.

Hanstein, J. 1870. Entwicklungsgeschichte der Keimung von Monocotylen und Dicotylen. Bot. Abh. I., Hft. 1.

Holmgren, J. 1919. Cytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 59, N⁰. 7.

Ikeno, S. 1910. Sind alle Arten der Gattung *Taraxacum* parthenogenetisch? Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 28, p. 394.

Jordan, A. 1852. Pugillus plantarum novarum praesertim gallicarum., Paris, Baillère.

——— 1853. De l'origine des diverses variétés ou espèces d'arbres fruitiers et autres végétaux généralement cultivés pour les besoins de l'homme. Paris.

——— 1864. Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues, pour servir de matériaux à une flore reformée de France et des contrées voisines. Paris, Savy.

——— 1873. Remarques sur le fait de l'existence en société, à l'état sauvage, des espèces végétales affines et sur d'autres faits relatifs à la question de l'espèce. Bull. Ass. franç. Avanc. des Sciences, 2ème Session, Lyon.

Juel, H. O. 1900. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 33, N⁰. 5.

——— 1904. Die Tetradenteilungen in der Samenanlage von *Taraxacum*. Ark. f. Bot., Bd. 2, N⁰. 4.

——— 1905. Die Tetradenteilung bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 39, N⁰. 4.

Laibach, F. 1907. Zur Frage der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 22 I, p. 191.

Lidforss, B. 1914. Résumé seiner Arbeiten über *Rubus*, besorgt durch W. Johannsen. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, Bd. 12, p. 1.

Lotsy, J. P. 1899. *Balanophora globosa* Jungh., eine wenigstens örtlich verwitwete Pflanze. Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg, Bd. 15, p. 174.

Lundegårdh, H. 1910. Ueber Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 4, p. 174.

——— 1912. Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 11, p. 373.

Miyake, Kiichi, 1905. Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, p. 83.

Müller, H. 1873. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig.

Murbeck, Sv. 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*. Lunds Univ. Årsskr., Bd. 36, Afd. 2, N⁰. 7.

——— 1902. Ueber Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchimilla*. Lunds. Univ. Årsskr., Bd. 38, Afd. 2, N⁰. 2.

——— 1904. Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. Bot. Not. 1914.

Osawa, J. 1913. Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. Arch. f. Zellf., Bd. 10, p. 450.

Ostenfeld, C. H., 1904a. Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22, p. 376.

——— 1904b. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtentwicklung bei der Gattung *Hieracium*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22, p. 537.

——— 1906. Castration and hybridization experiments with some species of *Hieracia*. Bot. Tidsskr., Bd. 27, p. 225.

——— 1910 Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, Bd. 3, p. 241.

——— 1912. Experiments on the origin of species in the genus *Hieracium* (apogamy and hybridism). N. Phyt., Bd. 11, p. 347.

——— 1921. Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium* subgenus *Archieracium*. Journ. of Gen., Bd. 11, p. 117.

Ostenfeld, C. H. u. Raunkiaer, E. 1903. Kastreringsforsög med *Hieracium* og andre *Cichoreae*. Bot. Tidskr., Bd. 25, p. 409.

Overton, J. B. 1902. Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. Bot. Gazette, Bd. 33, p. 363.

——— 1904. Ueber Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22, p. 274.

——— 1905. Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 42, p. 121.

——— 1909. On the organization of the nuclei in the pollen-mother-cells of certain plants, with especial reference to the permanence of chromosomes. Ann. of Bot., Bd. 23, p. 19.

Pace, L. 1913. Apogamy in *Atamosco*. Bot. Gazette, Bd. 56, p. 376.

Palm, B. 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen, Akad. Abh., Stockholm.

Paton, Julia Bayles. 1921. Pollen and pollen enzymes. Am. Journ. of Bot., Bd. 8, p. 471.

Pellew, C. u. Durham, F. M. 1916. The genetic behaviour of the hybrid *Primula Kewensis* and its allies. Journ. of Gen., Bd. 5, p. 159.

Raunkiaer, E. 1903. Kimdanelse uden Befrugtning hos Melkebøtte (Taraxacum). Bot. Tidskr., Bd. 25. Referat hierüber von Ostenfeld, C. H. in Bot. Centralbl., Bd. 93, p. 81.

Rosen, F. 1889. Systematische und biologische Beobachtungen über *Erophila verna*. Bot. Zeit., Bd. 47, p. 565.

——— 1910. Ueber Bastarde zwischen elementaren Species der *Erophila verna*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 28, p. 243.

——— 1911. Die Entstehung der elementaren Arten von *Erophila verna*. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 10, p. 379.

——— 1913. Die Enstehung elementarer Arten aus Hybridisation ohne Mendel'sche Spaltung. Beitr. z. Pflanzenzucht, Bd. 3, p. 89.

Rosenberg, O. 1904. Ueber die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. 93, p. 251.

——— 1906. Ueber die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 24. p. 47.

——— 1907. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidskr., Bd. 28, p. 143.

——— 1909*a*. Ueber die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 3, p. 150.

——— 1909*b*. Ueber den Bau des Ruhekerns. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 3, p. 163.

——— 1912. Ueber die Apogamie bei *Chondrilla juncea*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 6, p. 915.

——— 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 11, p. 145.

Rutgers, F. L. 1923. Embryosac and Embryo of *Moringa oleifera* Lam. The female gametophyte of angiosperms. Reliquiae Treubianae III. Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg, Bd. 33, p. 1.

Schorler, B. 1883. Untersuchungen über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen der Hölzer. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 16, p. 329.

Shibata, K. u. Miyake, K. 1908. Ueber Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata* (Vorl. Mitt. X). Bot. Mag. Tokyo, Bd. 22, p. 141.

Stomps, Th. J. 1910. Kerndeeling en Synapsis bei *Spinacia oleracea L.* Amsterdam.

Strasburger, E. 1893, Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse. Hist. Beitr., Hft. I, p. 95.

——— 1904. Die Apogamie der *Eualchimillen* und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41, 1905, p. 88.

——— 1905. Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot,, Bd. 42, p. 19.

——— 1907. Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, p. 123.

——— 1909a. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Hist. Beitr., Hft. 7.

——— 1909b. Die Chromosomenzahlen der *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ann. d. jard. bot. d. Buitenzorg, 3ème Suppl. X (Treub Festschr. p. 13).

——— 1910a. Chromosomenzahl. Flora, Bd. 100. p. 398.

——— 1910b. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei *Urticaceae*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, p. 245.

Suessenguth, K. 1923. Ueber die Pseudogamie bei *Zygopetalum Mackayi* Hook. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 41, p. 16.

Täckholm, G. 1920. On the cytology of the genus *Rosa*. A preliminary note. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 14.

——— 1922. Cytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta horti Bergiani, Bd. 7, p. 245.

Tischler, G. 1906. Ueber die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 24, p. 83.

——— 1908. Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellf., Bd. 1.

——— 1910. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I. Arch. f. Zellf., Bd. 5, p. 622.

——— 1918. Analytische und experimentelle Studien zum Heterostylie-Problem bei *Primula*. Festschr. z. Feier des 100-jähr. Bestehens d. Kgl. Landw. Hochschule Hohenheim, p. 254.

——— 1922. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Linsbauer's Handbuch der Pflanzenanatomie, Abt, 1, Teil 1 B, Berlin, Borntraeger.

Treub, M. 1898. L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata* Bl. Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg, Bd., 15, p. 1.

de Vries, Hugo. 1901. Die Mutationstheorie. Leipzig, Veit u. Co.

——— 1905. Species and varieties. Their origin by Mutation. Chicago-London.

Westermayer, Max. 1876. Die ersten Zellteilungen im Embryo von *Capsella bursa pastoris* M. Flora, Bd. 59, p. 483.

Winge, Ø. 1917. The chromosomes, their numbers and general importance. Comptes rendus des travaux du Lab. de Carlsberg, Bd. 13, p. 131.

Winkler, H. 1904. Ueber Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22, p. 573.

——— 1906. Ueber Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg, Bd. 20 (Ser. 2, Vol. 5), p. 208.

——— 1908. Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progr. Rei Bot., Bd. II, p. 293.

——— 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich. Jena.

Yamanouchi, S. 1907. Apogamy in *Nephrodium* (A preliminary note). Bot. Gazette, Bd. 44, p. 145.

——— 1908a, Sporogenesis in *Nephrodium*. Bot. Gazette, Bd. 45, p. 1.

——— 1908b. Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in *Nephrodium*. Bot. Gazette, Bd. 45, p. 145.

——— 1908c. Apogamy in *Nephrodium*. Bot. Gazette, Bd. 45, p. 289.

INHALTSVERZEICHNIS.

Seite.

Kapitel I. Einleitung. Aeltere Untersuchungen über *Erophila verna*, Polymorphismus und Apogamie . . . . . 1.

§ 1. Einleitung . . . . . 1.

§ 2. Historisches über *Erophila verna* . . . 3.

§ 3. Polymorphismus und Apogamie . . . . 14.

„ II. Das Material . . . . . 23.

„ III. Experimentelles . . . . . 31.

„ IV. Methodik und allgemeine cytologische Ergebnisse . . . . . 40.

§ 1. Methodik . . . . . 40.

§ 2. Der Ruhekern und die vegetativen Teilungen . . . . . 41.

§ 3. Die Prochromosomenfrage . . . . . 50.

„ V. Die Embryosackmutterzelle und der weibliche Gametophyt . . . . . 55.

§ 1. Die Entwicklung der jungen Samenanlagen und die Bildung der Tetradezellen 55.

§ 2. Die Kernteilung in der Embryosackmutterzelle . . . . . 62.

§ 3. Embryosack und Embryo . . . . . 70.

„ VI. Die Pollenmutterzelle und der Pollen . . . 74.

Seite.

Kapitel VII. Ergebnisse und Folgerungen. 81.

§ 1. Die Ergebnisse der cytologischen Untersuchungen und die negativen Kreuzungsresultate . . . . . 81.

§ 2. Die entdeckte Apogamie und die älteren *Erophila*-Untersuchungen . . . . . 85.

§ 3. Theoretisches über die Entstehungsweise der apogamen *Erophila*-Kleinarten 91.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse . . . . 96.

Literaturverzeichnis . . . . . 99.

Inhaltsverzeichnis . . . . . 105.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

AEROBE UND ANAEROBE ATMUNG BEI KEIMLINGEN VON PISUM SATIVUM

von

D. S. FERNANDES.

ERSTER ABSCHNITT.

Einleitung und Fragestellung.

Schon Adolf Mayer[1]) hat darauf hingewiesen, dass es bei jedem Atmungsversuch sehr erwünscht ist, die beiden Phasen des Atmungsgaswechsels gleichzeitig zu bestimmen. Er äussert sich hierüber folgendermassen:

„Trotzdem besitzt natürlich die Frage grosses Interesse, ob Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme unter den verschiedensten äusseren Verhältnissen mit einander parallel gehen, d. h. speziell auf den uns gerade beschäftigenden Fall angewendet, ob nicht durch gewisse Temperaturen der Gasaustausch in einem Sinne, durch gewisse andere in einem anderen Sinne abgeändert werde.

Es ist ja ganz auf der Hand liegend, dass, falls eine Abhängigkeit in dieser Richtung tatsächlich bestehen sollte, hierdurch ein deutliches Licht auf die chemische Natur derjenigen Stoffklassen geworfen werden würde, welche unter diesen oder jenen Verhältnissen überwiegend dem Oxydationsprozesse anheim fielen."

Auch Detmer[2]) betont die grosse Bedeutung einer

[1]) Mayer. Adolf. Die Abhängigkeit der Pflanzenatmung von der Temperatur. Landw. Versuchst. Bd. 19, 1876. S. 346.

[2]) Detmer. W. Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen. Gustav Fischer. Jena, 1880. S. 269.

gleichzeitigen Bestimmung der CO_2-Ausscheidung und O_2-Aufnahme bei der Atmung und macht dabei folgende Betrachtung:

„Selbstverständlich würde es grosses Interesse besitzen, die Beziehungen zwischen Temperatur und der Intensität der Kohlensäureproduktion seitens der Keimpflanzen genauer festzustellen, und zumal dürfte es wichtig sein, derartige Untersuchungen mit Beobachtungen über die Energie der Sauerstoffabsorption zu verbinden. Würde man z. B. für bestimmte Keimpflanzen eine directe Proportionalität zwischen der Sauerstoffaufnahme und verschiedenen Temperaturen ermitteln, aber feststellen können, dass die Kohlensäureabgabe bei höherer Temperatur relativ bedeutender als bei niederer wäre, so hätte man damit das Auftreten innerer Atmung bei höherer Temperatur für die in Untersuchung genommenen Keimpflanzen constatiert etc."

Im Jahre 1910 veröffentlichte Kuyper [1]) eine eingehende Untersuchung über den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen, wobei nur die CO_2-Ausscheidung gemessen wurde.

Die Ergebnisse, welche besonders Versuche mit Keimlingen von *Pisum sativum* ergaben, waren folgende:

Bei 15° und auch bei 20° C. zeigte sich in den aufeinanderfolgenden Stunden eine Zunahme der ausgeschiedenen CO_2-Mengen, welche bei 25° und 30° C. nicht mehr festgestellt werden konnte. Hier zeigte die Atmung einen schwankenden Verlauf. Bei höheren Temperaturen trat dagegen ein deutlicher Rückgang im Atmungsverlauf ein.

Da bei 25° und auch bei 30° C. die Keimlinge ein starkes Wachstum zeigten, meinte Kuyper daraus folgern zu können, dass schon bei 25° C. zwei Tendenzen wirksam sind, die bis 30° C. einander noch die Wage halten können,

---

[1]) Kuyper. J. Über den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Recueil des trav. bot. néerl. Vol. VII, 1910. S. 131.

und dass diese Bedingungen seien: „starkes Wachstum und Beschädigung durch höhere Temperatur" Die erhaltenen Kurven des Atmungsverlaufs bei Temperaturen von 30°—40° C. wurden nun von ihm folgenderweise erklärt:

„Meiner Ansicht nach haben wir es zu tun mit zwei über einander greifenden Prozessen, welche zusammen die CO_2-Abgabe bei normaler Atmung verursachen. Einer wird von der höheren Temperatur beeinträchtigt und zwar sofort sehr stark, der andere jedoch nimmt ziemlich gleichmässig zu während der Einwirkung der höheren Temperatur." Die Kurve für 32,6° „zeigt noch dasselbe Bild, welches man bei 30° beobachtet, aber mit viel stärkeren Schwankungen, und die erste Stunde hat einen bedeutenden Rückgang zur Folge. Bei 34° ist der anfängliche Rückgang noch bedeutender, allein nach der ersten Stunde tritt ein heftiger Kampf zwischen Steigung und Fall ein. Bei 35° dauert der Fall schon in der Regel zwei Stunden, bisweilen dauert er fort, bisweilen hält die Neigung in die entgegengesetzte Richtung ihm die Wage. Bei 37,4° nimmt die ungünstige Wirkung der Temperatur zu, und ist schon ungefähr während 3 Stunden überwiegend; darauf tritt eine Periode auf, während welcher die beiden Tendenzen einander gewachsen sind.

Dieser Moment trifft noch später ein bei 39°, bei welcher Temperatur die Kurve fast logarithmisch verläuft. Bei 40° zeigt sich wie aus allen bis jetzt besprochenen Versuchen hervorgeht, der regelmässige logarithmische Rückgang. Ich habe jedoch diese Versuche noch länger fortgesetzt und daraus ersehen, dass nach 7 Stunden eine Steigung wahrnehmbar war, welche bis an das Ende der 9ten Stunde anhielt. Bei 43° dauerte der Rückgang während 10 Stunden regelmässig fort. Es ist ausserdem nötig in meine Hypothese aufzunehmen, dass die Steigung des zweiten Prozesses, welche eine Funktion der Zeit ist, von der Temperatur beein-

flusst wird und zwar bei höherer Temperatur geringer wird."

Einige Zeilen weiter gibt Kuyper auch eine andere Erklärungsmöglichkeit an, welche ich hier noch zitieren möchte:

„In Bezug auf meine Ausführungen über die Atmung bei 30°—43°, wo ich zwei einander entgegengesetzte Prozesse annahm, oder wenigstens zwei Prozesse, welche einzeln beeinflusst werden, weise ich auf Ausführungen von Palladin [1]) hin. Palladin setzt zwei Prozesse voraus; einer wirkt besonders bei intramolecularer Atmung, während er das Enzym welches hierin hauptsächlich wirkt, *Carbonase* nennt; der zweite, den er auf *Oxydasen* [2]) zurückführt, verbraucht besonders die bei dem ersteren gebildeten Zwischenprodukte. Der eine Prozess konnte nun z. B. viel stärker von der Temperatur beeinflusst werden als der andere, wodurch ein Rückgang bis auf einen bestimmten Punkt erklärt werden kann; die Sache wird noch komplizierter, indem Palladin voraussetzt, dass die beiden Enzyme einander beeinflussen". „Vielleicht ist auch etwas Ähnliches hier möglich. Die Steigerung, welche nach dem ersten Rückgang bei den Temperaturen von 35°—40° eintritt, würde also darauf zurückzuführen sein, dass ein Enzym nicht länger oder weniger von dem andern beeinflusst würde, dadurch dass z. B. das beschädigende Enzym eben am stärksten von der Temperatur beeinflusst wird."

Aus obigen Betrachtungen und Hypothesen geht ohne weiteres folgende Fragestellung hervor:

1. Wie werden O_2-Aufnahme und CO_2-Abgabe bei der Atmung keimender Samen von der Temperatur beeinflusst.

2. Welchen Einfluss hat bei keimenden Samen die Temperatur auf die CO_2-Produktion im

---

[1]) Palladin. W. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 47, 1906. S, 407.
„ „ Bioch. Zeitschr. Bd. 18, 1909. S. 151.

sauerstofffreien Medium (also auf die s. g. intramoleculare Atmung.)

3. Inwiefern treffen die Kuyperschen Hypothesen zu.

Im Folgenden werden die Ergebnisse der Versuche besprochen, welche den Zweck hatten, eine Antwort auf diese Fragen zu geben.

ZWEITER ABSCHNITT.

Apparate.

A. Normale Atmung.

1. Allgemeines.

Zur gleichzeitigen Bestimmung der ausgeschiedenen Kohlensäure und des absorbierten Sauerstoffs bei der Pflanzenatmung sind nur wenige Apparate beschrieben worden.

Eine volumetrische Bestimmung des aufgenommenen O_2 gestattet der Apparat von Wolkoff und Mayer [1]), doch ist der einfachere Apparat von Godlewski [2]) besser dazu geeignet und ermöglicht derselbe zugleich Bestimmungen der produzierten CO_2 Menge.

Genauere Resultate sollten die gasometrischen Methoden geben, welche von Bonnier und Mangin [3]) und Polowzow-Richter [4]) ausgearbeitet wurden.

Keiner von diesen Apparaten eignet sich aber bequem für längere Versuche mit einer grossen Zahl von Objekten.

Im Apparat von Godlewski werden die Keimlinge nämlich in einen verschlossenen Raum eingesperrt und

---

[1]) Wolkoff. A. und Mayer. A. Beiträge zur Lehre über die Atmung der Pflanzen. Landw. Jahrb. Bd. 3, 1874. S. 481.

[2]) Godlewski. E. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenatmung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 13, 1882. S. 491.

[3]) Bonnier G. und Mangin L. Recherches sur la respiration etc. Ann. d. Sc. nat. Bot. 4e sér. T. 17, 1884. S. 210.

[4]) Polowzow-Richter. In Abderhaldens Handb. der biol. Arbeitsm. Bd. 3, 1910. S. 490.

es ist während eines Versuchs nicht möglich, die Luft im Apparat zu erneuern. Demzufolge muss innerhalb weniger Stunden Sauerstoffmangel im Apparat eintreten.

Bonnier und Mangin bestimmten den Atmungsgaswechsel, indem sie nach jedem Versuch dem Apparat eine Gasprobe entnahmen, welche danach analysiert wurde. Im Atmungsgefäss bekommt man dadurch nicht nur eine Verminderung des O_2-Gehaltes, sondern auch eine CO_2-Anhäufung. Es wurde darum für unsern Zweck ein neuer Apparat konstruiert unter Benutzung eines Prinzips, das

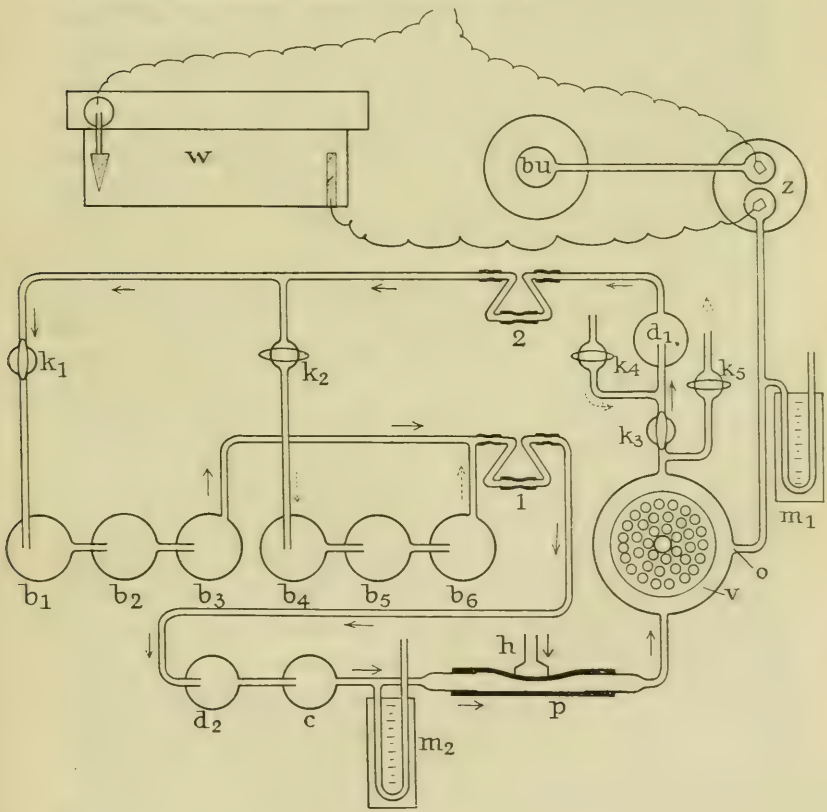


Fig. 1.

schon im Jahre 1849 von Regnault und Reiset[1]) in die Atmungsphysiologie eingeführt wurde und später von mehreren Tierphysiologen in verschiedener Weise modifiziert worden ist.

Zunächst soll, ehe auf Einzelheiten eingegangen wird, an der Hand eines einfachen Schemas (Fig. 1) kurz angegeben werden, wie der Apparat wirkt und worauf dabei zu achten ist.

Eine Saugdruckpumpe *p* aus Gummi leitet die Luft in die Richtung der Pfeile. Die Luft tritt von oben in das Atmungsgefäss *v*, verlässt es unten und wird in der Waschflasche d_1, die konzentrierte Schwefelsäure enthält, getrocknet. Von d_1 gelangt sie durch den Glashahn k_1 (k_2 ist dann geschlossen) in die Absorptionsröhren b_1, b_2 und b_3, worin sich Barytwasser befindet. Auf dem Rückwege geht die Luft durch die Waschflasche d_2, die wie d_1, Schwefelsäure enthält und durch das Kontrollbarytrohr *c*. Dann kommt die Luft wieder in *p* und der Kreislauf beginnt aufs neue.

Um dann eine folgende Untersuchung zu machen, wird k_1 geschlossen und k_2 geöffnet. Hierdurch findet in den Röhren b_4, b_5 und b_6 die CO_2-Absorption statt. Die sechs Absorptionsröhren sind mit Bügeln an einem kupfernen Rahmen befestigt. Um mehr als zwei Untersuchungen anzustellen, ohne eine zu grosse Anzahl von Röhren in das als Thermostat dienende Glasgefäss zu bringen, muss man zwei solcher Rahmen zur Verfügung haben. Hat der erste seinen Dienst getan, dann werden die Verbindungsstücke 1 und 2 hoch gedreht. Dadurch kommen sie aus dem Wasser und können losgemacht werden. Der Rahmen mit den sechs Barytröhren wird als Ganzes aus dem Gefäss genommen und der andere (wovon unterdessen die Röhren gereinigt und je mit hundert ccm Barytwasser gefüllt

---

[1]) Regnault A. und Reiset. J. Ann. de chim. et de phys. 3e sér. T. 26, 1849.

worden sind) eingesetzt. Das Auswechseln nimmt nicht eine ganze Minute in Anspruch. Aber ehe weitere Wahrnehmungen mit den neu hereingesetzten Barytröhren gemacht werden können, muss (je nach der Temperatur im Thermostaten) erst 10—15 Minuten gewartet werden, damit die Röhren samt ihres Inhaltes die Temperatur des Thermostaten annehmen. Der Apparat arbeitet in dieser Zeit ventilierend und zwar folgender Weise: Hahn k_3 wird geschlossen, während k_4 und k_5 geöffnet werden. Beginnt dann die Pumpe zu arbeiten, so kann die Luft, die aus dem Atmungsgefäss kommt, nicht anders als durch k_5 nach aussen entweichen, während bei k_4 Luft eingesogen wird. Diese ist dadurch vorher CO_2-frei gemacht, dass sie durch Waschflaschen, die starke KOH-Lösung enthalten (in der Fig. 1 nicht gezeichnet) geleitet worden ist. Die Möglichkeit, um den Apparat auch ventilierend wirken zu lassen, bietet noch einen anderen Vorteil.

Wenn nämlich bei Untersuchungen von längerer Dauer abends die Wahrnehmungen eingestellt werden, kann der Apparat die ganze Nacht ventilierend arbeiten. Die Objekte unterliegen so keiner Temperaturschwankung und am anderen Morgen kann dadurch sofort weiter untersucht werden, das man k_3 öffnet und k_4 und k_5 schliesst. Das gibt ein grosses Zeitersparnis bei Untersuchungen, die 10—12 Stunden währen, indem man mit den Pflanzen, die abends in den Apparat gebracht worden sind, am folgenden Morgen sofort die Untersuchung beginnen kann.

Nach der nächtlichen Ventilation ist alle CO_2 aus dem Apparat vertrieben, was durch Leerversuche festzustellen ist.

Wenn der Apparat von der Aussenluft abgeschlossen ist, und die Pumpe zu arbeiten beginnt, so entsteht sofort ein Überdruck im Atmungsgefäss, während Manometer m_2 eine Druckverminderung angibt. Öffnet man jetzt k_5 so wird die in dem Gefäss gepresste Luft ausgestossen. Wird nun der Hahn k_5 langsam geschlossen, so bleibt der

Druck in dem Gefäss weiter gleich 1. Im Manometer m_1 steht nun die Flüssigkeit in beiden Schenkeln eben hoch, dagegen gibt m_2 einen grösseren negativen Druck als vorhin an.

Das gestörte Gleichgewicht, das durch die Wirkung der Saugdruckpumpe im geschlossenen System entsteht, wird scheinbar durch das Öffnen und Wiederschliessen von k_5 derart verschoben, dass im Atmungsgefäss (und somit auf die Keimlinge) kein Überdruck entstehen kann. Es ist daher notwendig, dass beim Anfang jedes neuen Versuchs, k_5 geöffnet ist, bis in allen Barytröhren Blasen gebildet werden. Unterlässt man dies, so wird die Flüssigkeit in m_1 sogleich ausgetrieben, wenn die Pumpe zu wirken beginnt.

Sobald durch die Atmung O_2 im geschlossenen System verschwindet, wird m_1 dies sogleich anzeigen. Wird jedoch soviel O_2 hinzugefügt wie verschwindet, so wird m_1 auf dem Nullpunkt bleiben und im Gefäss herrscht der Druck der Aussenluft.

Bei *O* tritt der Sauerstoff in das Atmungsgefäss. Dieser wird in *Z* elektrolytisch gewonnen. Mit Hilfe des Widerstandes *w* ist die O_2-Entwicklung von einem Minimum bis zu einem bestimmten Maximum zu regeln. Die Intensität des elektrolytischen Prozesses muss immer so sein, dass die O_2-Erzeugung gleichen Schritt hält mit dem O_2-Verbrauch.

Dieses Gleichgewicht ist bald gefunden, indem man den Widerstand vergrössert oder verkleinert. Das Manometer m_1 zeigt dann weiter an, ob dieser Zustand auch erhalten bleibt. Es kann vorkommen (z.B. beim Steigen oder Fallen der Atmungsintensität), dass einen Augenblick den Keimlingen etwas zu wenig oder zu viel O_2 geliefert wird. Der Stand des Manometers m_1, das schon einen Unterschied von 0.1 ccm. deutlich anzeigt, ist dann sofort mittels des Widerstandes zu regulieren, sodass Unregelmässigkeiten, die mehr als 0.1 ccm. betragen, nicht vorzukommen brauchen.

Der bei der Electrolyse in Z gleichzeitig gebildete Wasserstoff wird in der Bürette *bu* aufgefangen. Nach angebrachter Korrektur (auf Barometerstand, Temperatur, Wasserdampfspannung und Druck der Wassersäule in der Bürette) gibt die aufgefangene Menge Wasserstoff, durch zwei dividiert, die Menge O_2 an, die während der Untersuchung in den Apparat gebracht worden ist. Wegen der geringen Löslichkeit des Wasserstoffes in Wasser darf eine diesbezügliche Korrektion unterlassen werden.

Das Manometer m_1 dient noch einigen andern Zwecken. Wenn als Flüssigkeit eine Jodkaliumstärkelösung gebraucht wird, ist m_1 ein empfindliches Kontrollmittel beim Entstehen von Spuren Ozon. Bei Anwesenheit dieses Gases entwickeln sich z. B. Keimlinge von *Pisum sativum* nicht normal, was Ozon im Atmungsgefäss als unerwünscht erscheinen lässt.

Schliesslich hat man im Manometer m_1 ein geeignetes Mittel, um zu prüfen, ob die gewünschte Temperatur sowohl vom Apparat, als auch von den Objekten vollkommen angenommen wurde. Beginnt man die Beobachtung ehe das Ganze auf die geforderte Temperatur gebracht worden ist, so wird in m_1 im offenen Schenkel die Flüssigkeit sofort steigen, d. h. dass noch Ausdehnung statt hat, während durch die O_2-Aufnahme gleich Volumverminderung auftreten müsste. Zur Bestimmung der Vorwärmezeit ist m_1 also von praktischer Bedeutung.

Der aus dem Gefäss mitgeführte Wasserdampf wird in d_1 gebunden, sodass in die Barytröhren trockne Luft gelangt.

Der aus der Lauge mitgenommene Wasserdampf wird in d_2 absorbiert. Dadurch, dass man die Volumvermehrung in d_2 misst, kann man die Wassermenge finden, die aus der Lauge verschwindet und ist eine Korrektion des festgestellten Titers anzubringen. Die Verdampfung aus den Barytröhren ist sehr gering und betrug bei dreitägiger Untersuchung ca 2ccm. Deswegen kann man diese Korrektur unterlassen.

Das Manometer m_2 ist mit Hg gefüllt und dient zur Angabe des Druckes, den die Pumpe zu überwinden hat, um die Luft durch die verschiedenen Flüssigkeiten zu pressen.

Auf das Quecksilber im geschlossenen Schenkel bringt man einen Tropfen Paraffinöl. Hierdurch können dort keine schädlichen Quecksilberdämpfe entstehen.

Auf die Gummipumpe *p* schlägt ein flacher Hammer *h*, der durch einen Elektromotor (in Fig. 1 nicht gezeichnet) in vertikaler Richtung geht. Dieser Hammer kann höher oder tiefer gestellt werden, wodurch der Pumpenschlag und als Folge davon die Grösse der Blasen zu regeln ist. Die Geschwindigkeit des Motors wird mittels Vergrösserung oder Verkleinerung eines Widerstandes bestimmt. Hierdurch regelt sich die Zahl der Gasblasen. Grösse und Anzahl der Blasen sind natürlich von Bedeutung für eine gute CO_2-Absorption.

Damit die eindringende Luft im Gefäss gleichmässig verteilt wird, werden die Ebonitplatten, worauf die Keimlinge liegen, durch eine Achse in langsam drehende Bewegung versetzt. Hiermit wird eine Anhäufung von CO_2 im Gefäss (darüber später) ausgeschlossen.

Durch das Ein-und Aussaugen der Luft im Gefäss macht die Flüssigkeit in m_1 eine auf- und niedergehende Bewegung. Diese ist nicht zu umgehen. Bei einem kurzen und kleinen Pumpenschlag ist diese Bewegung so gering, dass sie nicht hinderlich wirkt. Ferner kann man immer den Motor anhalten, um sich davon zu überzeugen, ob das Manometer tatsächlich auf dem Nullpunkte steht.

Der ganze Apparat ist im Innern eines kupfernen Rahmens befestigt. Dieser passt genau in einen Glastrog, (Inhalt ca. 45 l.), der als Wasserthermostat dient. Durch elektrische Heizung ist es möglich, die Temperatur des Wassers bis auf 0.03° C. konstant zu halten. Die Temperaturschwankungen im Apparat selbst sind noch geringer als die im Thermostaten. Daher können diesbezügliche Korrekturen ausser acht bleiben.

Ist der Apparat unter Wasser, so kann bequem untersucht werden, ob das Ganze vollkommen luftdicht ist. Zu diesem Zwecke pumpt man durch k_4 Luft in den Apparat und sieht zu, ob irgendwo Blasen aufsteigen. Wenn die Verbindungen mit Vacuumschlauch gemacht sind und die Glasröhren mit ihren Enden zusammenstossen, kommen Undichtigkeiten nicht vor.

2. Beschreibung der Unterteile.

a. *Die Saugdruckpumpe. (Fig. 2).*

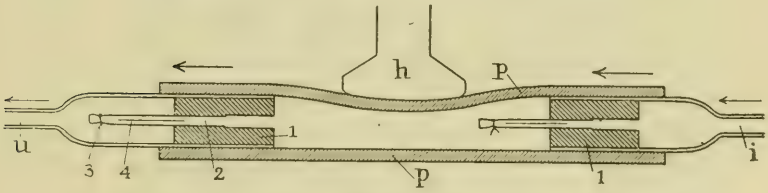


Fig. 2.

Eine luftdichte Pumpe, die lange Zeit ununterbrochen arbeitet und eine hinreichende Kapazität besitzt, ist einfach ineinanderzusetzen.

Die Glasröhren *i* und *u* sind miteinander durch einen kräftigen Kautschukschlauch *p* verbunden (ca. 15 cm. lang und 2,5 cm. Durchmesser). Jede der Röhren *i* und *u* ist mit einem Ventil versehen. Dieses besteht aus einem Stückchen Gummischlauch *1* (1 cm. lang). Darin befindet sich das eine Ende eines Ventilschlauches *2* (ca. 3 cm. lang), mit Solution aus Gummi gekittet. Das andere Ende des Ventilschlauches ist bei *3* mit einem Faden gut verschlossen, während in den Ventilschlauch ein gerader Längsschnitt *4* gemacht ist, dessen Schnittflächen (wenn nicht gepumpt wird) gegeneinanderliegend schliessen.

Um einem späteren Aneinanderkleben zuvorzukommen, werden die Schnittflächen mit Talk bestrichen. Die Glasröhren *i* und *u* sind in dem Kautschukschlauch *p* eingeklemmt.

Auch die Vacuumschläuche *1* müssen luftdicht schliessen. Wie die Pumpe wirkt, wenn der Hammer h daraufschlägt, ergibt sich sofort aus der Figur.

b. Das Atmungsgefäss. (Fig. 3).

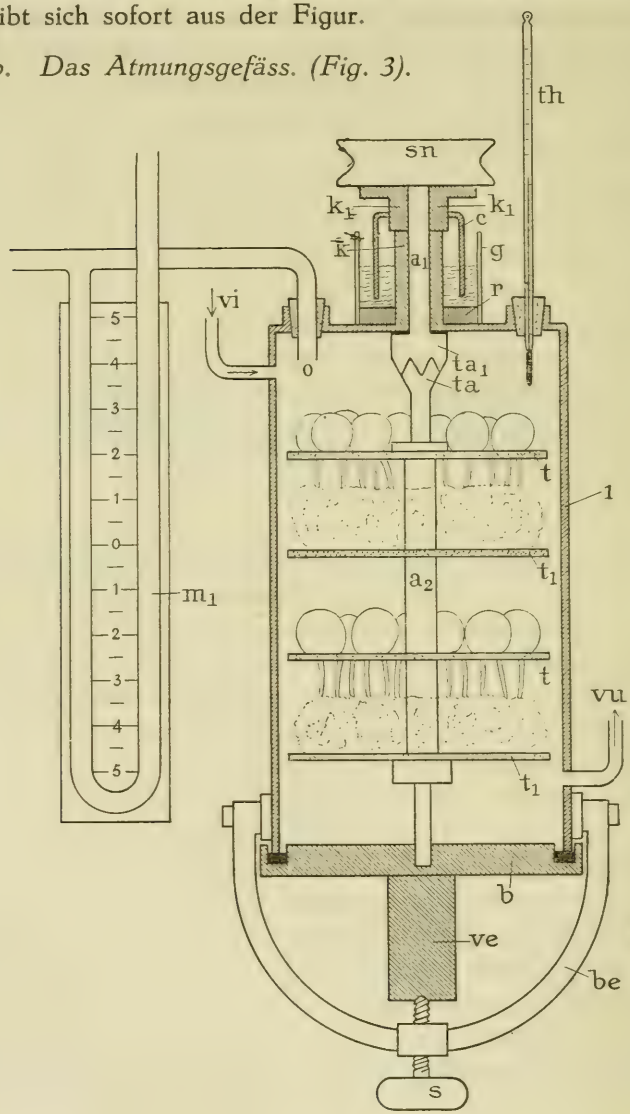


Fig. 3.

Genau so wie in den Kuyperschen Untersuchungen wird auch hier von einem zylinderförmigen kupfernen Gefäss Gebrauch gemacht. Die zu untersuchenden Keimlinge liegen auf den Ebonitplatten *t*, die an der Achse a_2, befestigt sind. In jeder Platte *t* sind Löcher so angebracht, dass die Pisum sativum-Samen nicht durchfallen können. Auf die Platten t_1 wird feuchte Watte gelegt, worauf die Würzelchen ruhen. Dadurch kann kein Wassermangel eintreten. Die Achse a_2 läuft nach oben kegelförmig auseinander und ist an ihrem Ende mit 4 Zähnen *ta* versehen. Diese passen genau zwischen 4 Zähnen ta_1, welche sich am untern Ende einer gleich starken Achse a_1 befinden. Die Stahlachse a_1 geht durch eine Kupferbüchse *k* (an den Deckel gelötet), worin sie passend schliesst und doch leicht drehbar ist. Um *k* sitzt ein Glaszylinder *g*. Dieser ist unten durch einen Gummiring *r* geschlossen. Wo die Achse a_1 oben endigt, ist sie in eine kupferne Röhre k_1 eingeklemmt. Daran ist nach unten ein hohler Metallzylinder *c* befestigt und oben die Rolle *sn*. Durch das Öl in *g* ist die Achse luftdicht abgeschlossen und ist eine Undichtigkeit nicht möglich, da im Gefäss niemals grosse Druckunterschiede entstehen. In der Mitte des abnehmbaren Bodens *b* befindet sich eine Höhlung, worin die Achse frei dreht. Wird nun durch einen Motor die Rolle *sn* langsam in Bewegung gesetzt, so wird a_1, mittels der Zähne ta_1 und *ta* diese Bewegung auf a_2 übertragen. Hierdurch wird erreicht, dass die zirkulierende Luft sich gleichmässig im ganzen Atmungsgefäss verteilt und dass die Keimlinge andauernd frische Luft erhalten. Die Notwendigkeit, ein zylinderförmiges Atmungsgefäss (15 cM. Durchmesser, 20 cM. hoch) zu ventilieren, ergab sich deutlich durch eine der vielen Kontrollreihen.

Bei einer konstanten Temperatur von 20° C. war durch die O_2-Aufnahme in 50 Minuten ein Manometerstand von 4 cM. entstanden. In den darauffolgenden 10 Minuten

wurde schneller zirkuliert, mit dem Ergebnis, dass das Manometer in dieser Zeit noch eben soviel stieg wie in den vorhergehenden 50 Minuten.

Dafür konnte keine andere Erklärung gefunden werden als die Annahme, dass im Gefäss CO_2-Anhäufung stattfand. Diese konnte dadurch entstehen, dass die bei *vi* eintretende Luft sich auf dem kürzesten und einfachsten Wege nach dem Ausgangspunkt *vu* begab und hierbei nur einen Teil von der gebildeten CO_2 mitnahm. Verschwindet jetzt durch schnellere Zirkulation ein Teil der angehäuften CO_2, so war eine plötzliche grössere Steigung des Manometers hierdurch zu erklären. Sobald durch eine langsam drehende Bewegung der atmenden Objekte jede CO_2 Anhäufung im Gefäss ausgeschlossen wurde, war auch in der Tat keine anormale Manometersteigung mehr festzustellen.

Es braucht nicht näher betont zu werden, dass nicht nur wegen der Zuführung und Messung des Sauerstoffes, sondern auch aus anderen Gründen, die bei der Atmung entstandene CO_2 sofort weggeführt werden muss. Bei einer CO_2-Anhäufung im Gefäss ist natürlich eine volumetrische Bestimmung der verschwundenen O_2-Menge nicht mehr möglich. Zudem gerät dann ein Teil der Pflanzen in eine CO_2-reiche Atmosphäre und durch das Fehlen von O_2 wird bald anaerobe Atmung auftreten.

Es scheint mir, dass bei den Atmungsapparaten nach dem Pfefferschen und Detmerschen Schema (also auch bei dem von Kuyper gebrauchten), wenig oder gar nicht der Fehler beachtet ist, der begangen wird, wenn in einem solchen Gefäss nicht für eine vollkommene Durchlüftung gesorgt wird.

Der abnehmbare Boden *b* ist mit einem eingeschittenen Rande versehen, worin ein Gummiring liegt. Der drehbare Bügel *be* hat in der Mitte eine Schraube *s*, die, hochgedreht, gegen *ve* drückt und so den Unterrand des Ge-

fässes schliessend, in den mit Gummiring versehenen Einschnitt gepresst wird.

Im Deckel des Gefässes ist ausser einer Öffnung o für die Sauerstoffzuleitung auch ein durchbohrter Gummipropfen eingelassen, worin das Thermometer *th* steckt.

Fig. 4.

c. Fig. 4 gibt die Form der Trocken- und Kontrollröhren an. Das Füllen geschieht durch Hahn *1*, das Leeren und Reinigen durch Hahn *2*.

d. Die Absorptionsröhren sind an einem kupfernen Rahmen befestigt (Fig. 5). Will man die Temperatur im Thermostaten konstant erhalten, so darf dieser nicht beliebig gross gemacht werden. Deswegen sind gerade Absorptionsröhren (25 cm. lang, 3 cm. Weite) besser zu verwenden als Pettenkofersche oder Winklersche. Wenn man zur CO_2-Absorption Barytwasser wählt (21 gr. Barymhydroxyde plus 3 gr. Chlorbarium auf 1 l. Wasser), so ist die Absorption erst vollständig, wenn die Luft durch 3 solcher Röhren (jede 100 ccm. Lauge enthaltend) geht.

Jeder Rahmen mit 6 Röhren ist also nur für zwei Untersuchungen zu gebrauchen.

Die Röhren endigen unten in offenen Röhrchen, die mit Gummistöpseln geschlossen werden können. Oben werden die Röhren mit Gummipropfen, die 3 cm. dick sind, geschlossen. In jedem dieser Propfen sind drei Löcher. Zwei für die Ein- und Auslassröhren, während das dritte zum Füllen dient und mit einem massiven Glasstäbchen gedichtet ist. Die Verbindung der Röhren untereinander ist mittels Vacuumschlauches hergestellt. Weder von einem Diffundieren von CO_2 aus dem Wasser des Thermostaten durch die Schlauchverbindungen und Propfen nach dem Innern, noch von einer O_2-Aufnahme durch das Gummi hindurch konnte etwas bemerkt werden.

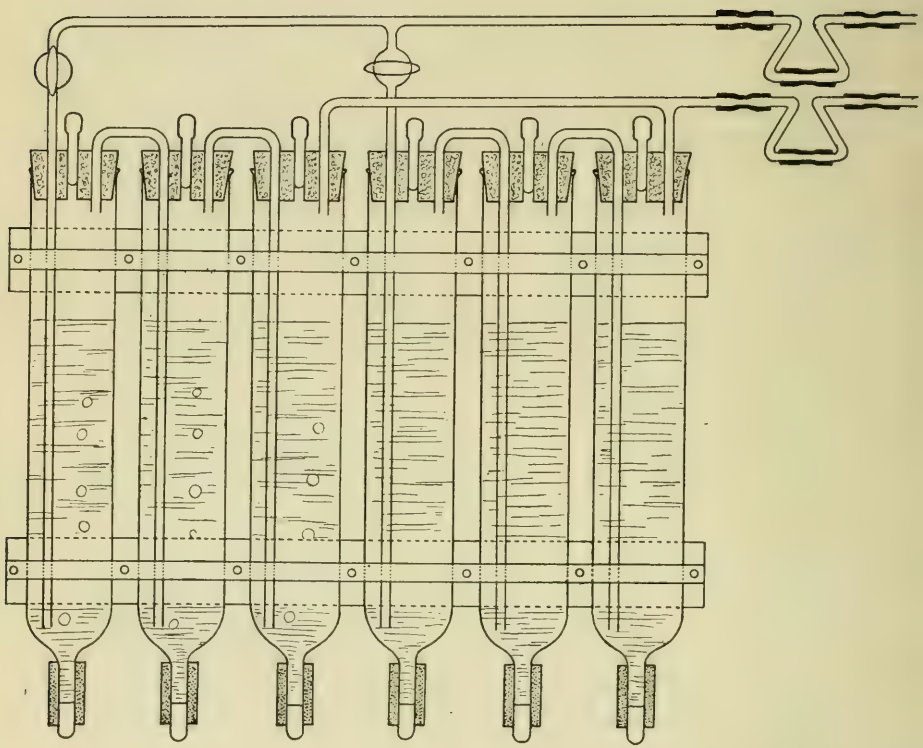


Fig. 5.

Vorversuche, die 24 Stunden dauerten, gaben bei Temperaturen zwischen 20° und 30° C. keine messbare Titerveränderung der Lauge, während das Manometer m_1 in dieser Zeit auf dem Nullpunkt blieb.

e. Zuführung des Sauerstoffes und dessen Messung.

Um die Beschwerden der Ozon-Bildung zu beseitigen, ist für die Elektrolyse eine 10 % NaOH-Lösung besser brauchbar als verdünnte Schwefelsäure.

In Fig. 6 ist C ein Glaszylinder mit Natronlauge, worin sich die Platinelektroden p_1 und p_2 befinden.

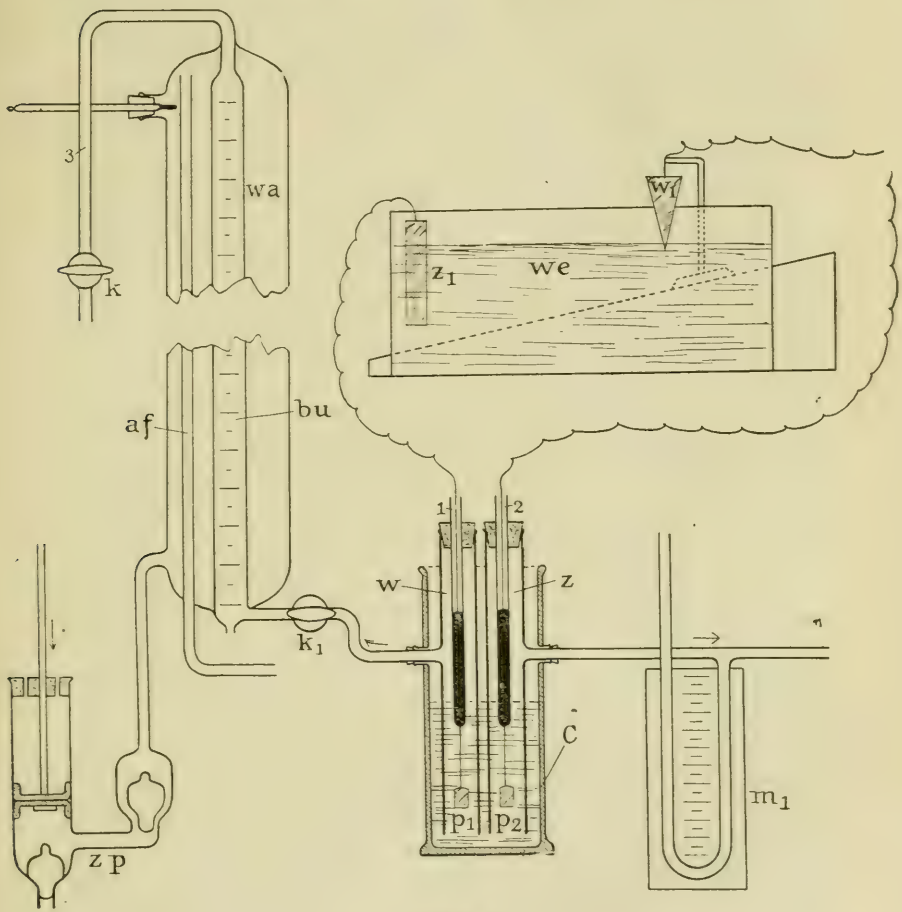


Fig. 6.

Mittels dünner Platindrähte sind diese Elektroden entsprechend in den Glasröhren *1* und *2* durch Einschmelzen festgesetzt. Die Röhren *1* und *2* stecken durch Kautschukpropfen, die gut schliessen in den weiteren Röhren *w* und

z (nach unten offen), welche mit Quecksilber gefüllt sind. Mit Hilfe eines Widerstandes *we* ist die Stromstärke so zu regeln, dass die Intensität der Elektrolyse eine bestimmte Grösse erreichen kann. Hierdurch ist es möglich die Sauerstoffentwicklung, die in der Röhre *z* an der Elektrode p_2 stattfindet im Gleichgewicht zu halten mit dem O_2-Verbrauch bei der Atmung.

Als Widerstand *we* funktionniert zu diesem Zwecke ausgezeichnet ein Glasgefäss mit Leitungswasser. Darin befinden sich die Elektroden w_1 und z_1. An einem Stativ befestigt ist w_1. Dieses lässt sich an einem schräggestellten Brette vorbei verschieben. Hierdurch wird der Abstand w_1-z_1 vergrössert oder verkleinert und die Elektrode w_1 reicht mehr oder weniger tief ins Wasser.

Der in *z* gebildete O_2 steht in offener Verbindung mit dem Manometer m_1 und dem Atmungsgefäss.

Die Röhre *z* ist eigentlich auch ein Manometer, worin die Lauge eben so hoch wie in *C* steht, solange gerade soviel O_2 entwickelt wird als im Apparat verschwindet.

m_1 ist jedoch notwendig um, wie schon oben mitgeteilt, als Kontrolle für Ozon zu dienen.

Zum Auffangen des Wasserstoffes, der an der Elektrode p_1 in der Röhre *w* frei kommt, dient die Bürette *bu*. An dieser sind Ablesungen bis auf 0.1 ccm möglich. Diese Bürette endigt oben in einer umgebogenen Glassöhre *3*, die mit einem Glasshahn *k* versehen ist. Unten hat die Bürette eine enge Öffnung, während dicht dabei an der Seite eine Röhre angebracht ist, zwecks Verbindung mit der Röhre *w*. Wenn die Bürette so gestellt wird, dass die untere Öffnung sich eben unter dem Niveau des Thermostatenwassers befindet, ist es nicht möglich, dass beim Auslaufen von Wasser, Luft in die Bürette nach oben dringt.

Das Füllen der Bürette mit Wasser aus dem Thermostaten geschieht dadurch, dass man k_1 schliesst und *k* öffnet. Dabei wird an der Röhre *3* gesogen.

Wird nach der Füllung k geschlossen und ist k_1 geöffnet, so kann nur dann Wasser aus der Bürette treten, wenn in w Wasserstoff gebildet wird, welcher in Blasenform in der gefüllten Bürette aufsteigt.

Zur Bildung der ersten Wasserstoffblasen in der Bürette ist ein kleiner Überdruck erforderlich. Dies wird angezeigt durch ein Sinken der Flüssigkeit in der Röhre w. Dieser Überdruck, der während des Leerlaufens der Bürette konstant bleibt, muss vor Beobachtungsbeginn vorhanden sein, da sonst die erste Ablesung zu klein sein würde.

Diesen Fehler kann man dadurch umgehen, dass man einige Minuten vor Beginn des Versuches — wenn der Apparat noch ventilierend wirkt — mit der Elektrolyse beginnt, bis die ersten Blasen in der Bürette aufsteigen. Für den Fall, dass während eines Versuches, die Bürette mehrere Male gefüllt werden muss, geschieht das Aufsaugen des Wassers langsam und gleichmässig, damit kein Wasserstoff, der sich zwischen der Bürette und k_1 befindet, mitgesogen wird. Wird vorsichtig Wasser in die Bürette gesogen, so bleibt der einmal hergestellte Überdruck in w erhalten.

Ein anderer Fehler entsteht dadurch, dass man die Bürette den Temperaturschwankungen des Arbeitslokals aussetzt. Man erhält dann nicht nur in w, sondern auch in z und m_1 ein Steigen oder Fallen, was keine Folge der Sauerstoffaufnahme ist. Dem ist abzuhelfen, indem man die Bürette ebenfalls auf einer konstanten Temperatur hält, was man auf folgende Weise erreicht:

Mittels einer Metall-Saugdruckpumpe zp, (die auch an dem kupfernen Rahmen befestigt ist, woran das Ganze sitzt), wird Wasser aus dem Thermostaten mit grosser Schnelligkeit in einen weiten Glaszylinder wa hochgepumpt, in welchem sich die Bürette befindet. Das Wasser kommt von unten in wa und wird oben durch die Röhre af wieder in den Thermostaten geleitet. Sogar bei hohen Temperaturen (50°, 55° C.) ist in dieser Weise die Temperatur

in der Bürette gleich der des Thermostaten zu halten.

f. Heizung und Wärmeregulierung stimmen im

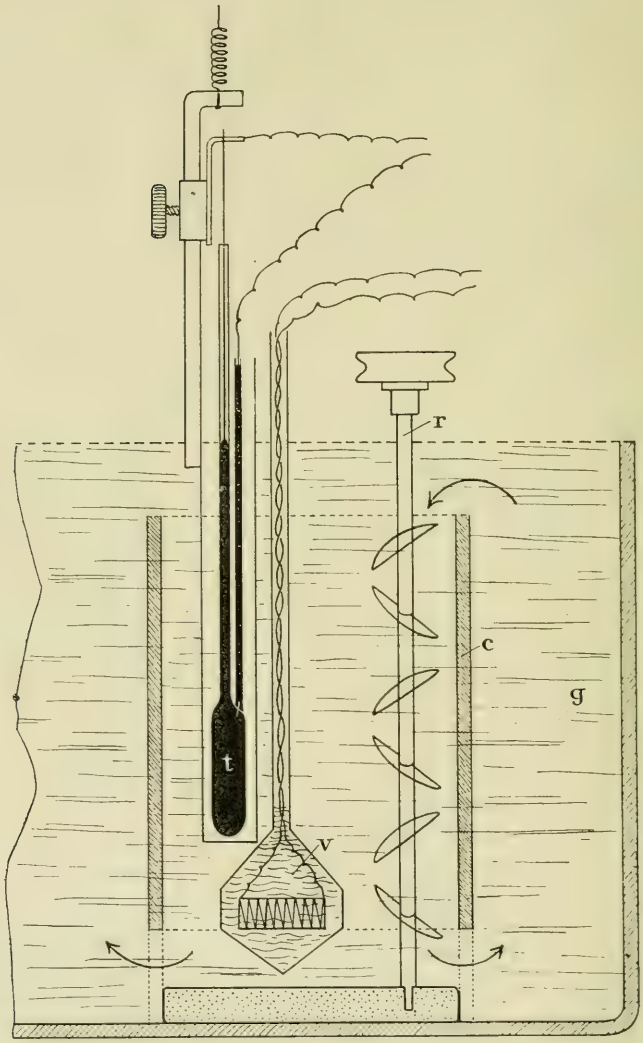


Fig. 7.

Prinzip überein mit jenen, die von Rutgers[1]) und Cohen Stuart[2]) beschrieben worden sind.

Der Heizungsapparat *v* (Fig. 7) besteht aus einer kupfernen Büchse, die mittels eines Metallrohres, aus dem Wasser ragt. In *v* befindet sich Paraffinöl. Dieses wird durch einen Nickelchromdraht, der um ein Stück Glimmer gewunden ist, elektrisch erwärmt.

Thermoregulator *t*, Rührapparat *r* und *v* stehen dicht

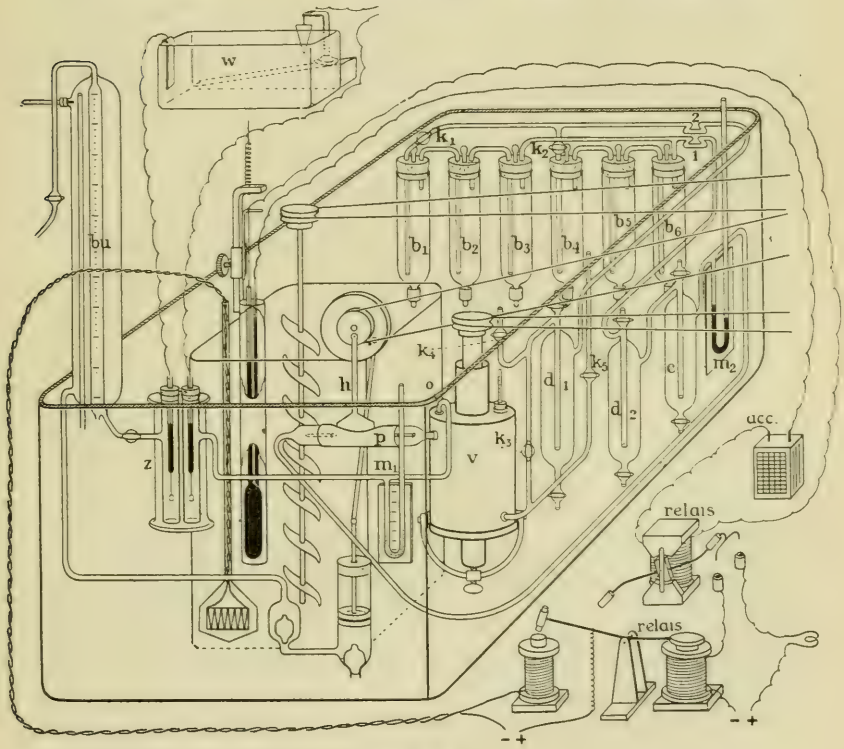


Fig. 8.

---

[1]) Rutgers. A. A. L. Recueil des travaux botaniques néerlandais, Vol. IX, 1912, pag. 1.

[2]) Cohen Stuart. Recueil des travaux botaniques néerlandais, Vol. XIX, Livraison 2, 1922.

neben einander in einem offenen Glaszylinder *c* der auf Füssen mitten im Thermostaten *g* gestellt ist. Der Thermoregulator ist, um jeden Einfluss von Erschütterungen auf das Quecksilber zu vermeiden, nach der Moll-Methode mittels Stahlfeder an der Decke des Zimmers befestigt.

Fig. 8 gibt eine Totalansicht des Apparates. (Ziffern und Buchstaben wie in Fig. 1).

Die hier beschriebene Methode bietet, was die CO_2-bestimmung anbetrifft, nichts Neues an. Gewählt ist die einfache und immer noch bewährte Barytmethode, die ich hier nicht näher zu beschreiben brauche. [1]) Als Folge der Einreihung in ein geschlossenes System erlitten die verschiedenen Unterteile Umgestaltungen, die jedoch an der Methode im wesentlichen nichts änderten.

Was die Frage der Sauerstoffbestimmung angeht, welche immer mehrere Schwierigkeiten bot, konnte eine befriedigende Auflösung gegeben werden, die, verglichen mit den bestehenden Methoden, [2]) die folgenden Vorteile und Vereinfachung darbietet:

a. Das Auftreten von Druck-und Sauerstoffgehaltverminderung im Apparat wird auf ein Minimum reduziert.

b. An Stelle des verbrauchten O_2 tritt sofort, ohne erst ein Sperrventil zu passieren, reiner O_2, was zu kontrollieren ist.

c. Eine Sauerstoffbombe oder ein anderes Reservoir braucht man nicht mehr. (Wie bekannt ist, erhält man aus den käuflichen Sauerstoffbomben keinen reinen Sauerstoff. Auch ist das Füllen eines Reservoirs mit reinem Sauerstoff nicht so leicht auszuführen).

Der Apparat ist von Herrn P. A. de Bouter, Institutsmechaniker am Botanischen Laboratorium zu Utrecht,

---

[1]) Siehe: Detmer. Pflanzenphysiol. Praktic. 1912. S. 161.

[2]) „ : Krogh. The respiration exchange of animals and man. Longmans, Green and Co., London, 1916.

angefertigt worden. Grossen Dank schulde ich ihm, nicht nur für die Art und Weise, womit er sich seiner Aufgabe erledigte, sondern auch für verschiedene sinnreiche Verbesserungen.

B. Anaerobe Atmung.

Für die Bestimmung der CO_2-Produktion bei Sauerstoffabschluss findet man in der botanischen Literatur zweierlei Methoden angegeben.

Entweder sperrt man die Versuchsobjekte in einen geschlossenen sauerstofffreien Raum ein und bestimmt die gebildete CO_2-Menge volumetrisch, oder man leitet durch den Apparat über die Pflanzen einen sauerstofffreien Gasstrom, meist Wasserstoff, und absorbiert die gebildete CO_2 mittels einer Lauge.

Apparate nach der ersten Methode wurden schon von Möller [1]) und Chudiakow [2]) konstruiert. Beide Verfasser kamen zu dem Ergebnis, dass die volumetrische Methode für das Studium der anaeroben Gasausscheidung nicht zu empfehlen wäre, weil CO_2 absorbiert wurde von den Versuchsobjekten und vom Wasser im Apparat.

Später stellten Godlewski und Polzeniusz [3]) einen neuen Apparat nach demselben Prinzip her und meinten, es sei genügend nur eine Korrektur für die CO_2-Menge anzubringen, welche im Wasser des Apparats gelöst bleibt.

Es muss aber hier, wie aus der nachstehenden Erfahrung deutlich hervorgeht, gewarnt werden für den Gebrauch der volumetrischen CO_2-Bestimmung bei der anaeroben Atmung, weil damit unkontrollierbare Fehler entstehen.

---

[1]) Möller. H. Über Pflanzenatmung. Ber. der deutsch. bot. Ges. Bd. 2, 1884. S. 306.

[2]) Chudiakow. N. v. Beiträge zur Kenntnis der intramol. Atmung. Landw. Jahrb. Bd. 23, 1894. S. 333.

[3]) Godlewski. E. und Polzeniusz. Bull. intern. d. l'acad. d. sc. de Cracovie, 1901. S. 267.

Im Apparat Fig. 1 wurden folgende Änderungen vorgenommen.

In die Waschflaschen d_2 und c wurde eine alkalische Pyrogallollösung [1] gebracht und die Elektroden in Z mit einander gewechselt. Bei Zirkulation der Luft im geschlossenen System fand also in d_2 und c Sauerstoffbindung statt, während die produzierte Kohlensäure in b_1, b_2 und b_3 vollständig absorbiert wurde. Zugleich wurde von der Elektrode in Z soviel Wasserstoff zugeführt, als die Menge des O_2 betrug, welche in die Pyrogallollösung verschwand.

Wenn die Flüssigkeit im geschlossenen Schenkel des Manometers m_1 nicht weiter steigen würde, so wäre das ein sicherer Beweis dafür, dass kein O_2 mehr absorbiert wurde.

Dieser Zustand konnte nach einer Zirkulation von neun Stunden erreicht werden. Von jetzt an musste selbstverständlich die Flüssigkeit in m_1 auch auf dem Nullpunkt stehen bleiben, wenn sich Temperatur und Barometerdruck nicht änderten.

Die Erfahrungen waren aber ganz andere. Die Temperatur blieb bis auf 0.03° C. konstant und der Barometerdruck war einige Millimeter niedriger geworden. Im geschlossenen Schenkel des Manometers m_1 fiel aber allmählich die Flüssigkeit während 10 Stunden. Es lag auf der Hand hieraus zu folgern, dass nicht nur Kohlensäure, sondern auch etwas anderes in Gasform aus den Pflanzen entwich.

An erster Stelle könnte man an Alkoholdämpfe denken, und diese Vermutung wurde folgenderweise bestätigt.

Nachdem in einem zweiten Versuch ohne Pflanzen nach zehn Stunden die O_2-Absorption beendet war, wurden einige Tropfen Alkohol (75 %) auf die feuchte Watte gebracht, welche sich im Atmungsgefäss befand. Die

---

[1]) Siehe: Treadwell. F. P. Kurzes Lehrbuch der analytischen Chemie Bd. 11, 1922. S. 666.

Eine Pyrogallollösung von der dort angegebenen Konzentration entwickelt kein Kohlenmonoxyd.

Flüssigkeit im geschlossenen Schenkel des Manometers m_1 fiel nun innerhalb fünf Minuten bis auf denselben Punkt, wie im ersten Versuch. Hieraus geht also hervor, dass wahrscheinlich bei Sauerstoffabschluss der abgeschlossene Raum sich nach und nach mit Alkoholdampf sättigt.

Wie sind nun die Verhältnisse im Apparat von Godlewski und Polzeniusz?[1])

Dieser besteht im wesentlichen aus einem konischen Kolben, an dem ein Manometer befestigt ist. Die ausgeschiedenen CO_2-Mengen berechneten diese Autoren aus dem Fallen des Manometers. Es braucht, wie aus dem Obigen hervorgeht, nicht weiter betont zu werden, dass dieser Manometerfall in ihren Versuchen nicht nur die Folge der CO_2 Produktion war, sondern auch durch die Sättigung mit Alkoholdampf verursacht werden konnte. Eine Korrektur hierfür anzubringen ist nicht möglich; denn man weiss nicht, wie dieser Dampf sich in den aufeinanderfolgenden Zeiteinheiten gebildet hat.

Für unsere Versuche musste also die zweite Methode gewählt werden. Der von uns benutzte Apparat sieht in den Hauptzügen dem Pfefferschen[2]) sehr ähnlich und läuft darauf hinaus, einen sauerstofffreien Wasserstoffstrom über die Pflanzen zu leiten, und die mitgenommene Kohlensäure im Barytwasser zu ermitteln.

Fig. 9. gibt ein Bild der Aufstellung.

Im Thermostaten *th* befinden sich die Atmungsgefässe *a* und *b* genau nach denselben Angaben, wie oben beschrieben,

Der Wasserstoff wird im Kippschen Apparat 1 aus Zink pro Analyse und chemisch reinem *HCl* (20 %) gebildet. (Merck, Darmstadt). Dieses Gas geht durch einige Waschflaschen, die respektive KOH-, Kaliumpermanganat und alkalische Pyrogallollösung (2, 3 und 4) enthalten. Das so gereinigte

---

[1]) Godlewski und Polzeniusz, l. c.

[2]) Pfeffer. W. Über intramol. Atmung. Unters. aus dem bot. Inst. Tübingen. Band 1, 1885. S. 636.

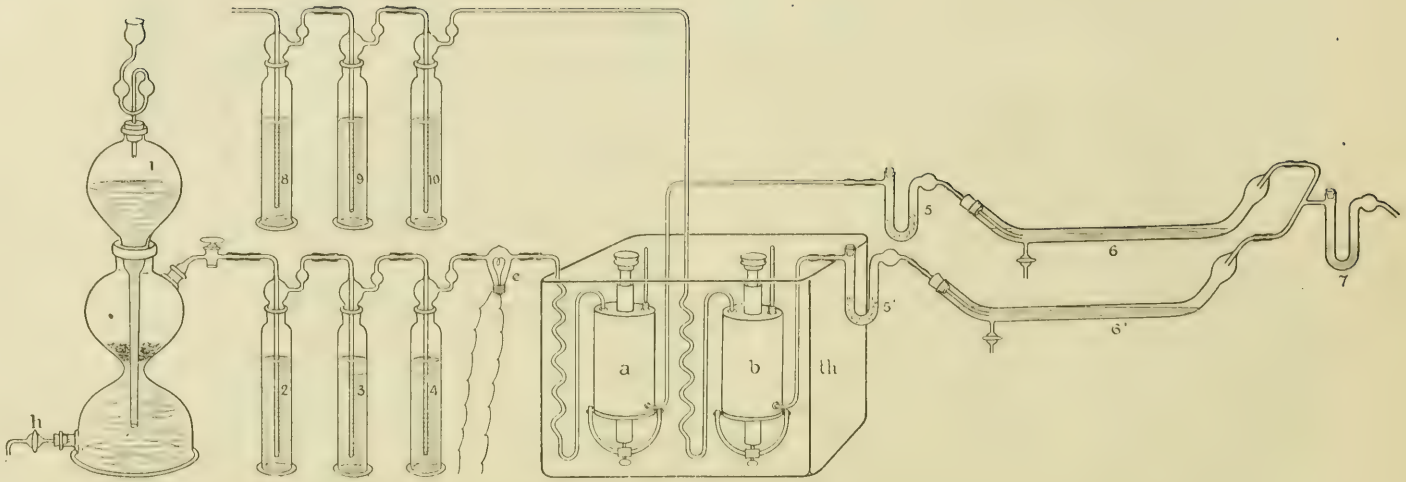


Fig. 9.

Gas passiert darauf eine elektrische Glühlampe *e*, um dann von oben ins Atmungsgefäss *a* zu treten. Die aus dem Gefäss *a* mitgeführte CO_2 wird in 5 getrocknet und in der Pettenkoferschen Röhre *6*, worin sich 100 ccm Barytwasser befinden, gebunden. Das Barytwasser in der U-Röhre *7* dient zur Kontrolle.

In das Gefäss *b* kommt Luft, die erst durch einige Waschflaschen, mit respektive KOH- (8 und 9) und Kaliumpermanganatlösung (10) geleitet worden ist, um CO_2-frei und weiter gereinigt zu werden. Um einen gleichmässigen Gas-, resp. Luftstrom, durch die Atmungsgefässe zu leiten, wird an den Hahn der Wasserleitung folgende Vorrichtung angebracht, die besser funktionniert als alle Aspiratoren, die bisher in Gebrauch gewesen sind.

Fig. 10 veranschaulicht diese einfache Vorrichtung.

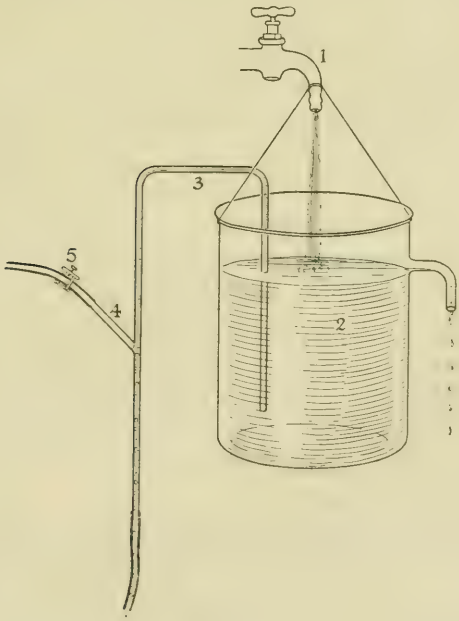


Fig. 10.

In das Becherglas *2* (mit einem Überlauf versehen) fliesst Wasser aus der Wasserleitung *1*. In 2 befindet sich ein Heber *3*. An diesen ist ein Seitenstück *4* angebracht worden, welches mit der Kontrollröhre *7* (Fig. 9) durch einen Kautschukschlauch verbunden ist. Durch einen Quetschhahn *5*. kann man den Schlauch mehr oder weniger abschliessen. Um ein konstantes Saugen durch den Apparat zu erzielen, verfährt man in folgender Weise:

Hahn *1* wird geöffnet, Hahn *5* geschlossen und am langen Schenkel des Hebers *3* gesogen, wodurch das Wasser aus *2* in den Abguss gehoben wird. Öffnet man nun Hahn *5* ein wenig, so werden sehr regelmässig Luftblasen aus *4* durch das abfliessende Wasser in *3* mitgerissen. Es muss natürlich immer mehr Wasser aus *1* zufliessen, als durch *3* abgeführt wird, sodass die Entfernung des Wasserniveaus in *2* und das untere Ende des langen Schenkels von *3* ständig konstant ist. Von diesem Abstand ist die Saugkraft dieser Einrichtung abhängig.

Mittels des Quetschhahnes *5* sind Schnelligkeit und Anzahl der Blasen in den Pettenkoferschen Röhren genau zu regulieren.

Der Kippsche Apparat lieferte ca. 6 l. Wasserstoffgas pro Stunde. Um die Salzsäure regelmässig erneuern zu können, ohne dass Luft in den Apparat tritt, ist am Fuss desselben ein Glashahn angebracht.

Bei längeren Versuchen muss man dafür Sorge tragen, dass sich genügend Zink im Apparat befindet. 1 Kg. Zink langt reichlich für 6 Tage. Während eines Versuchs ist jede Zinkfüllung zu unterlassen; denn eingetretene Sauerstoffmengen sind in den ersten Stunden nicht aus dem Apparat zu entfernen.

Ich habe keine Methode finden können zum Nachweis, dass der gebildete Wasserstoff wirklich und absolut sauerstofffrei ist. Von dem hier gebrauchten Gas kann mit aller Sicherheit das Folgende gesagt werden:

1. dass es, durch eine Phosphorflasche geleitet, in einigen Minuten das Phosphorleuchten auslöschte.

2. Dass die etwaigen Spuren Sauerstoff nicht hinreichend waren, um den glühenden Draht eines elektrischen Lämpchens zum Durchbrennen zu bringen.

3. dass die Atmung einer streng aeroben Bakterienkultur in diesem Gas nach einigen Stunden vollständig aufhörte.

Es darf deshalb wohl angenommen werden, dass der in unseren Versuchen gebrauchte Wasserstoff physiologisch sauerstofffrei war.

Die Titration des Barytwassers ist mit $\frac{1}{10}$ n. *HCl*-Lösung ausgeführt. Als Indikator diente eine alkoholische Phenolphtaleinlösung.

Versuche, bei denen der Wasserstoff elektrolytisch gebildet wurde ergaben, dass bei heftiger Elektrolyse auch Sauerstoffspuren nach der Wasserstoffelektrode hin diffundieren, und man in dieser Weise keinen sauerstofffreien Wasserstoff bekommt. Zugleich entstand bei dieser Elektrolyse eine derartige Wärmeentwicklung, dass die Flüssigkeit bald zu sieden begann, und ein Kühlapparat angebracht werden musste.

Auch vom Benutzen einer Stickstoffbombe musste abgesehen werden. Wie bekannt ist, besitzt dieses Gas in den käuflichen Bomben noch einige $^0/_0$ Sauerstoff. Es gelang uns nicht diesen Stickstoff sauerstofffrei zu machen; denn das Leuchten vom Phosphor hörte nicht auf, nachdem dieses Gas mehrere Waschflaschen mit einer alkalischen Pyrogallollösung passiert hatte und danach noch durch eine Röhre mit glühenden kupfernen Drehspänen geleitet worden war.

Dass der von uns gebrauchte Wasserstoff keinen schädlichen Einfluss auf die Keimlinge ausübte, zeigte sich folgendermassen.

Fünfzig trockne Samen auf feuchte Watte gelegt, bildeten

bei 25° C. in 2 mal 24 Stunden 141.6 ccm. CO_2. Diese Samen befanden sich in einem Gasgemisch, das dadurch erhalten wurde, dass man den Sauerstoff der Luft absorbierte und an Stelle des O_2, Wasserstoff setzte (siehe Seite 132). Das Gasgemisch enthielt also höchstens 20 % Wasserstoff.

Ein zweiter Versuch mit 50 Samen wurde bei der gleichen Temperatur und während derselben Zeit in reinem Wasserstoff angestellt. Die ausgeschiedene CO_2 betrug jetzt 143.6 ccm. Aus diesem geringen Unterschied der produzierten CO_2-Mengen, darf wohl gefolgert werden, dass der Wasserstoff als solcher keinen merkbaren Einfluss auf die CO_2-Ausscheidung bei der anaeroben Atmung ausübt. Wäre dies der Fall, so hätten in den 48 Stunden die Keimlinge in reinem Wasserstoff auch sehr wahrscheinlich ein ganz anderes Bild der CO_2-Ausscheidung geben müssen, als in einem Gasgemisch mit 20 % Wasserstoff.

Ebenso wie in den Versuchen über normale Atmung, wurde die Temperatur, von 20° C. an und höher, bis auf 0.03° C. konstant gehalten. Für die Beobachtungen bei 10° C. mussten fortwährend Eisstückchen in den Thermostaten gebracht werden. Die Schwankungen betrugen bei dieser Temperatur 0.1° C.

Eine konstante Temperatur von 0° C. erhielt man durch ein Gemenge von schmelzendem Eis und Salz.

DRITTER ABSCHNITT.

Material und Vorbehandlung.

Da von den meisten Forschern zum Studium des Atmungsprozesses u. a. auch keimende Samen von Pisum sativum gebraucht wurden und besonders auch um einen direkten Vergleich mit den Kuyperschen[1]) Resultaten machen zu können, habe ich für alle meine Versuche eine selbe Partie Erbsen genommen von der Varietät „Kaapsche groenen".

Kuyper gebrauchte Keimpflanzen, die er dadurch erhielt, dass er die Samen erst 24 Stunden in Wasser legte und sie dann zwei Tage in feuchten Sägespänen keimen liess, bei einer Temperatur die zwischen 19° und 23° C. schwankte.

Ich dagegen habe von einer vier und zwanzigstündigen Quellung bald absehen müssen, da hierdurch unerwünschte Bedingungen gegeben wurden. Oft war deutlich zu riechen, dass Samen, die 24 Stunden in Wasser gelegen hatten, bereits zur Alkoholbildung übergegangen waren. Auch war dann zu bemerken, dass das Wasser sich getrübt hatte.

Ich habe erfahren, dass bei normaler Temperatur bereits innerhalb zwei Stunden nach der Wasseraufnahme, die Samen auch messbare O_2-Mengen aufnehmen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass Samen, die man 24 Stunden in Wasser lässt (und mögen sie auch z. B. in einer weiten Glasschale

---

[1]) Kuyper. l. c.

liegen) bald an O_2-Mangel leiden, wodurch anaerobiontische Prozesse eingeleitet werden.

Die Quellungsperiode wurde deshalb auf 12 Stunden zurückgeführt. Nach dieser Zeit ist bei Zimmertemperatur (ca. 20° C.) die Wasseraufnahme noch nicht ganz beendigt.

Von diesen gequollenen Samen wurden nun 150 ausgewählt, die augenscheinlich eben weit waren, was die Wasseraufnahme anbetrifft. Diese wurden in feuchte Sägespäne gelegt, wo sie 2 × 24 Stunden keimten. Im Mittel hatten dann die Wurzeln eine Länge von ca. 1 cm. erreicht.

Aus diesen Keimlingen wurden nun 50 oder 75 mit möglichst gleicher Wurzellänge ausgesucht. Die kamen nun in den Apparat und blieben dort während der Nacht bei 25° C. In dieser Zeit wirkte bis zum folgenden Morgen der Apparat ventilierend.

Es lag kein einziger Grund vor, um während der Nacht die Temperatur nicht auf 25° C. zu halten, da, wie sich aus fünftägigen Versuchen ergeben hatte, eine Temperatur von 25° C. gar keinen schädlichen Einfluss auf die Keimpflanzen ausübte, sondern im Gegenteil als eine sehr günstige angesehen werden musste.

Nach der nächtlichen Ventilation bei 25° C. hatten die Keimlinge am andern Morgen eine Wurzellänge von ca. 2 cm. Ein weiteres Aussuchen gleicher Exemplare wäre verlorene Mühe, denn, angenommen, dass man morgens um 8 Uhr aus diesen 50 z. B. nochmals 20 aussuchte mit einer Wurzellänge von 2 cm., dann würden sie doch 4 bis 6 Stunden später nicht mehr gleich lang sein. Vorausgesetzt, dass die Wurzellänge ein guter Massstab sei um gleich entwickelte Exemplare zu bestimmen, so kann doch keine Rede davon sein, dass man lediglich auf das Aussehen hin, Keimpflanzen aussuchen kann, welche sich später gleichmässig weiter entwickeln sollen. Man darf jedoch wohl erwarten, dass das Arbeiten mit 50 bis 75 Exemplaren schliesslich doch zu einem Mittelwerte führen wird.

Der Verlauf der CO_2-Kurven mit den so vorbehandelten Keimpflanzen zeigte eine solche Ähnlichkeit mit den Kuyperschen Resultaten, dass hieraus wohl abgeleitet werden darf, dass die Keimpflanzen in diesen Versuchen sich auch in einem gleichartigen Entwicklungsstadium befanden.

In Untersuchungen, wobei die Keimpflanzen noch jünger waren (20 Stunden gekeimt), wurden die Samen zuerst 9 Stunden in Wasser von 25° C. gequollen und blieben dann über Nacht (11 Stunden) im Apparat auf 25° C. Hier waren also die äusseren Verhältnisse viel gleichmässiger. Statt in den Apparat eine Wasserschale zu bringen, wurden die Keimlinge so auf Ebonitplatten gelegt, dass die Würzelchen auf feuchter Watte ruhten.

Da die Frage der Wasserversorgung von so grosser Wichtigkeit ist, wenn man mit Keimlingen arbeitet, hielt ich dieses Verfahren für die beste Lösung.

Wie bereits gesagt worden ist, ergibt sich ein grosses Zeitersparnis, wenn die Keimlinge abends in den Apparat gebracht werden; denn am andern Morgen können sofort die Versuche beginnen. Es ist jedoch noch ein anderer Vorteil an der langen Vorperiode im Apparat verbunden. Dieser besteht hauptsächlich darin, dass man während dieser Periode eine längere Zeit die ganz neuen Umstände auf die Keimlinge einwirken läszt.

Es ist wohl nicht anzunehmen, dass Keimlinge, die man aus feuchten Sägespänen holt, danach mit Wasser abspült und endlich nach mehreren Manipulationen in einen Apparat bringt, keinem einzigen Einfluss von dem plötzlichen Übergang in völlig veränderte äusseren Verhältnisse unterliegen würden.

So teilt Kuyper[1]) z. B. mit, dass bei 20° und 30° C. die Objekte bereits nach zehn bis zwölf Minuten diese Temperatur angenommen hatten, aber dass dennoch eine

---

[1]) Kuyper, l. c.

Stunde gewartet werden musste, ehe mit den Beobachtungen angefangen werden konnte, da sonst zu niedrige CO_2-Werte gefunden wurden. Nach ihm ist es möglich, dass bei dieser Temperatur, die CO_2-Produktion nicht sofort auf der Höhe war, die mit diesem Wärmegrad übereinstimmte.

Wahrscheinlich muss die Erklärung dieser Erscheinung darin gesucht werden, dass die Pflanzen, welche in so mancherlei Hinsicht plötzlich in eine ganz andere Lage versetzt wurden, eine längere Weile brauchten, um ein neues Gleichgewicht herzustellen,

Bei den Versuchen, die mit trocknen Samen begannen, wurden die Ebonitplatten erst mit feuchter Watte bedeckt, worauf die Samen zu liegen kamen. Natürlich findet in diesem Falle die Wasseraufnahme viel langsamer statt, als wenn die Samen ganz mit Wasser oder mit feuchten Sägespänen umgeben sind.

Bei der anaeroben Atmung wurde von der Methode, den Apparat O_2-frei zu machen, wie Pfeffer,[1]) Amm,[2]) Chudiakow[3]) und Stich[4]) es taten, abgewichen.

Pfeffer und Chudiakow evakuierten den Apparat mittels einer Wasserstrahlluftpumpe. Dann wurde Wasserstoff hindurchgeleitet, hiernach noch zwei bis dreimal evakuiert und wieder Wasserstoff hindurchgeführt. Der Sauerstoff im Apparat war nach diesen Autoren „bis auf verschwindende Spuren" verdrängt. Wie dies festgestellt wurde, wird nicht angegeben.

Amm hat schliesslich auf das Evakuieren verzichtet, weil hierdurch „sehr bedenkliche Störungen" verursacht wurden. Welcher Natur diese Störungen waren gibt er leider nicht näher an. Nach ihm war der Sauerstoff vollständig aus dem Apparat verschwunden, nachdem er eine halbe Stunde lang

---

1) Pfeffer, l. c.

2) Amm. A. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 15, 1893. S. 1.

3) Chudiakow, l. c.

4) Stich. C. Flora, 1891. S. 1.

einen kräftigen Wasserstoffstrom hindurchgeführt hatte.

Diesbezüglich waren meine Erfahrungen anders.

In einem Phosphorfläschchen, welches am Ende meines Apparates befestigt wurde, blieb der Phosphor noch sechs Stunden im Wasserstoffstrom leuchten. Erst nachdem sieben Stunden Wasserstoff durchgeleitet worden war, hörte das Leuchten auf. Möglich ist, dass der Apparat von Amm wesentlich kleiner war als der meinige, und dass es wirklich richtig ist, dass er nach einer halben Stunde den gesamten O_2 vertrieben hatte. Aber dann musste er noch beweisen, dass in dieser kurzen Zeit auch aller Sauerstoff aus den Objekten nach aussen hin diffundiert war, was natürlich sehr unwahrscheinlich ist. Wenn man nach Amms Methode arbeitet, läuft man immer Gefahr, dass die ersten Beobachtungen keine zuverlässigen Zahlen geben, da nämlich die dann gebildeten CO_2-Mengen nicht nur vom „intramolecularen" Prozess herrühren, sondern dass der absorbierte O_2 auch noch verbraucht wurde.

Gegen die Methoden von Pfeffer, Chudiakow, und Stich kann man dieselben Bedenken erheben, während hier noch obendrein die Möglichkeit besteht, dass das Evakuieren schädlich wirkt.

Um die Beziehungen zwischen normaler und „intramolecularer" Atmung feststellen zu können, handeln Pfeffer, Chudiakow und Stich folgendermassen: Zunächst werden einige Wahrnehmungen in Luft gemacht. Dann folgt das Evakuieren und Wasserstoffdurchleiten (wie lange dies dauert wird nicht angegeben.)

Nun werden einige Versuche in der Wasserstoffatmosphäre genommen. Danach wird wieder evakuiert und Luft durchgesogen. Scheinbar wird der folgende Versuch in Luft direkt genommen.

Man kann mit Recht an der Richtigkeit dieser Ergebnisse zweifeln. Man denke sich einige Keimlinge, die bis zum innersten Kern O_2-frei gemacht worden sind, plötzlich in

Luft gebracht. Es wird dann wenigstens mehrere Stunden dauern, ehe das O_2 bis zum Kern durchgedrungen ist, und man also wieder von einer normalen Atmung sprechen kann. Die angeführten Bedenken wurden nun in unseren Versuchen in folgender Weise beseitigt.

Wiederum gingen die Keimlinge abends in den Apparat und blieben dort während der Nacht bei 25° C. in einem kontinuierlichen Wasserstoffstrom. Nun hatte man volle Sicherheit, dass sowohl der Apparat wie die Objekte am andern Morgen wirklich O_2-frei waren.

Das einzige Bedenken war, dass vielleicht während dieser Vorperiode bei 25° C. die CO_2-Produktion wesentlich gesunken sein könnte.

Bei *Pisum sativum* war das jedoch nicht der Fall. Geht man von gequollenen Samen aus, so findet man bei 25° C. fünf Tage lang in aufeinanderfolgenden Zeiteinheiten ungefähr eine konstante Menge ausgeschiedener CO_2. Hieraus folgt, dass bei einer Vorperiode von 12 Stunden im Wasserstoffstrom man mit einem Prozess zu tun hat, der tagelang konstant bleiben würde bei dieser Temperatur. Daraus ergibt sich eine feste Basis, die einen Vergleich mit höheren und niederen Temperaturen gestattet.

Ein Vergleich der ausgeschiedenen CO_2-Menge in Wasserstoff und in Luft an denselben Objekten ist nur dann richtig auszuführen, wenn man nach den Versuchen in Wasserstoff auch mindestens eine Periode von 12 Stunden in Luft folgen lässt, um dann die Wahrnehmungen in Luft zu beginnen. Solche Vergleiche haben wenig oder gar keinen Wert, denn man erhält dann CO_2-Mengen, die in Entwicklungsstadien gebildet wurden, welche wenigstens 24 Stunden aus einander liegen. Auch ergaben unsere Versuche, dass wahrscheinlich der Verlauf der CO_2-Abgabe bei normaler und anaerober Atmung nicht von denselben Faktoren abhängig ist.

Für die Versuche in Wasserstoff durfte das Sterilisieren

der Samen unterbleiben, weil gezeigt werden konnte, dass die Bakterien, welche sich in dem hier gebrauchten Material entwickelten, streng aerob waren, und daher keinen Anteil an der CO_2-Produktion im Wasserstoff nahmen.

Auch bei den anderen Versuchen wurde absichtlich nicht sterilisiert, obwohl es sehr erwünscht bleibt, dass bei allen physiologischen Beobachtungen jede Entwicklung von Mikroorganismen vorgebeugt wird.

Atmungsversuche in absolut sterilen Verhältnissen bringen eine Schwierigkeit experimenteller Art mit sich. Erstens müsste man sehr genau zeigen können, dass das zur Sterilisation gebrauchte Antiseptikum gar keinen schädlichen Einfluss auf die Samen ausüben würde. Und weiter sollte man besondere Vorrichtungen an den sterilisierten Atmungsapparat angebracht haben, wodurch die steril gemachten Samen ins Atmungsgefäss kommen, ohne dabei an die Aussenluft gebracht zu werden, womit die Möglichkeit zu neuer Infektion gegeben sein dürfte.

Die Ausführungen einer solchen Einrichtung konnte unterlassen werden, denn eine Behandlung der Samen mit einer Sublimatlösung 1 pro Mille, zeigte sogleich die Unbrauchbarkeit eines solchen Antiseptikums.

Über das Sterilisieren von Samen werden in der botanischen Literatur sehr unzulängliche Angaben mitgeteilt.

So berichtet Grafe [1]), dass er die trocknen Samen mit einer Sublimatlösung 1 pro Mille, oder Bromlösung abbürstet, während Godlewski und Polzeniusz [2]) sowohl mit einer 1 % als 1 ‰ Sublimatlösung arbeiten.

Nabokich [3]) lässt mehrere Stunden lang eine Bromlösung 2 ‰ auf die Samen einwirken, obwohl er einige Jahre früher [4]) zu dem Ergebnis gekommen war, dass die

---

1) Grafe. V. Ernährungsphysiologisches Prakt. Berlin, 1914, S. 314.
2) Godlewski und Polzeniusz, l. c.
3) Nabokich. Landw. Jahrb. Bd. 38, 1909. S. 53.
4) „ Ber. der deutsch. Bot. Ges. Bd. 21, 1903. S. 137.

Atmung keimender Samen, nach einer Behandlung während einer halben Stunde mit einer 1 ‰ Brom-oder Sublimatlösung, längere Zeit stimuliert wurde.

TABELLE I.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm. CO_2 ausgesch. 1	ccm. CO_2 ausgesch. 2	ccm CO_2 ausgesch. pro Std. 1	ccm CO ausgesch. pro Std. 2
Juni 7.	11 Vorm.—9 Nachm.	10	25.0° C.	13.8	9.6	1.3	0.9
„ 7/8.	9 Nachm.—11 Vorm.	14	„	34.2	24.	2.4	1.7
„ 8.	11 Vorm.—10 Nachm.	11	„	55.2	24.	5.	2.1
„ 8/9.	10 Nachm.—8 Vorm.	10	„	63.6	26.4	6.3	2.6
„ 9.	8—9 Vorm.	1	„	8.2	2.8	8.2	2.8
	9—10	1	50.0° C.	—	—	—	—
	10—11	1	„	18.	10.2	18.	10.2
	11—12	1	„	9.6	6.6	9.6	6.6
	12—1 Nachm.	1	„	8.4	—	8.4	—
	1—2	1	„	6.	5.4	6.	5.4
	2—3	1	„	5.4	5.4	5.4	5.4
	3—4	1	„	3.8	4.2	3.8*	4.2
	4—6	2	„	7.8	9.	3.9	4.5
	6—7	1	„	6.6	4.8	6.6	4.8
	7—8	1	„	10.8	4.8	10.8	4.8
	8—9^{30}	$1\frac{1}{2}$	„	27.6	9.	18.4	6.
„ 9/10.	9.30 Nachm.—8 Vorm.	$10\frac{1}{2}$	25.0° C.	—	—	—	—
„ 10.	8—9	1	„	18.2	13.2	18.2	13.2
	9—10	1	„	19.2	13 2	19.2	13.2
	10—11	1	„	20.4	14.4	20.4	14.4
	11—12	1	55.0° C.	—	—	—	—
	12—1 Nachm.	1	„	49.2	34.8	49.2	34.8
	1—2	1	„	44.4	32.4	44.4	32.4
	2—4	2	„	82.2	64.8	41.1	32.4

Um festzustellen, ob eine Behandlung mit einer 1 ‰ Sublimatlösung auch einigen Einfluss auf den Atmungsverlauf keimender Erbsen haben würde, wurde folgender Versuch angestellt.

Von zwei Portionen von je 50 trocknen Erbsen, wurde die eine *1* infiziert mit dem Presssaft einer Anzahl keimender Samen, die 24 Stunden bei 45° C. verweilt hatten und daher eine heftige Bakterientätigkeit besassen. Die andere Portion *2* wurde 20 Minuten in einer 1 ‰ Sublimatlösung gelegt und danach 5 Minuten in reinem Wasser ausgewaschen. In zwei Parallelversuchen mit diesen beiden Portionen ergab sich, dass die gebildeten CO_2-Mengen bei einer Konstanten Temperatur von 25° C. stark voneinander abwichen. (Tabelle 1).

Während die erste Portion *1* 46 Stunden lang eine fortdauernde Steigung der Atmungsintensität anzeigte, blieb die CO_2-Ausscheidung der zweiten Portion *2* in den letzten 22 Stunden auf demselben Mittelwert. So war in der 46sten Stunde die CO_2-Agabe von *1* 8.2 ccm. pro Stunde während *2* nur 2.8 ccm. produzierte.

Es bestanden nun zwei Möglichkeiten um diesen grossen Unterschied zu erklären. Entweder verursachten die Bakterien, welche in *1* im Übermass vorhanden waren, diese grosse CO_2-Produktion, oder die Behandlung mit Sublimat, war in *2* die Ursache der geringen CO_2-Erzeugung.

Um dies festzustellen, benutzte ich die Erfahrung, die sich in später zu besprechenden Versuchen ergeben hatte, und die Temperatur wurde auf 50° C. erhöht. Sowohl in *1* als auch in *2* stieg sogleich die CO_2-Produktion, um dann in den folgenden Stunden stark zu fallen. Dies dauerte in beiden Experimenten sechs Stunden lang. Dann wurde ein Wendepunkt* erreicht, und die CO_2-Abgabe steigerte sich aufs neue, und zwar in *1* wieder viel stärker als in *2*.

Da nun 50° C. für keimenden Samen unbedingt tödlich ist, kann das Steigen von diesem Wendepunkt an, nicht

anders als von der Bakterienentwicklung herrühren, welche sich scheinbar bei 50° C. noch in optimalen Bedingungen befindet, eine Tatsache, die später auch mit aller Gewissheit festgestellt werden konnte.

Nach sechs Stunden bei 50° C. sehen wir also in *1*, wo wahrscheinlich die meiste CO_2 von einer grossen Bakterienmasse geliefert wurde, dass diese Bakterien in diesem Falle höchstens 3.8 ccm. abgeben.

Nehmen wir den ungünstigsten Fall an, und berechnen wir für die Bakterienatmung in *1* in der 46sten Stunde bei 25° C. ebenfalls 3.8 ccm. während wir annehmen, dass in *2* noch keine CO_2-Bildung von Bakterien stattfindet, so würde die Atmung der Keimlinge in *1* 8,2—3.8 = 4.4 ccm. betragen, also noch immer reichlich 50 % grösser sein als in *2*. Hieraus folgt, dass der grosse Zahlenunterschied bei diesen Versuchen nicht durch die Atmung einer übermässigen Bakterienmenge in *1* verursacht wurde, und dass der Verlauf in *2* eine Nachwirkung war von dem schädlichen Einfluss, der durch die Behandlung mit Sublimat 1 ‰ hervorgerufen wurde.

Obwohl nun vom Sterilisieren abgesehen wurde, war es doch erwünscht einmal zu untersuchen, wie gross der Fehler sein konnte, der gemacht wurde, wenn man mit nicht sterilisiertem Material arbeitete.

Nachdem am 9. Juni die Bakterien, sowohl in *1* als auch in *2* sich 10 Stunden lang bei 50° C. optimal entwickeln konnten, was sich besonders aus *1* ersehen lässt, wurde die Temperatur auf 25° C. erniedrigt. Am folgenden Morgen konnte man nun sehen, wie gross bei 25° C. die Atmungsintensität einer derartigen Mischkultur von Bakterien war.

Es stellte sich dann heraus, dass die Steigung der Bakterienatmung bei 25° C. sehr langsam vor sich geht, im Vergleich mit derjenigen bei 50° C.

Es ist sicher nicht übertrieben, wenn man sich vorstellt,

dass die Bakterienmengen am 10. Juni in beiden Apparaten mindestens hundertmal grösser waren, als diejenigen, welche man normalerweise bei 50 Erbsen bei 25° C. erwarten darf. Daraus folgt dann, dass beim Arbeiten mit unsterilisierten Erbsen, die Atmung dieser Bakterien bei 25° C. höchstens den hundersten Teil von den am 10 Juni gefundenen Werten betragen kann, also ca. 0.2 ccm pro Stunde.

Bei Temperaturen innerhalb der Behaglichkeitsgrenze braucht man nicht zu befürchten, dass der Verlauf des Atmungsprozesses, nach der CO_2-Abgabe zu urteilen, wesentlich beinflusst wird durch die mitatmenden Bakterien.

Solange man bei Keimlingen in jeder Hinsicht normale Umstände hat, wird die Bakterienentwicklung stets durch das lebende Plasma der Zellen innerhalb bestimmter Grenzen gehalten werden.

Wenn eine derartige Selbstverteidigung des Zellorganismusses nicht existierte, so wäre in der freien Natur eine jede Entwicklungsmöglichkeit für keimende Samen ein für allemal ausgeschlossen.

Ein Vorherrschen der Bakterien trat in den von uns gemachten Versuchen ohne vorhergehende Sterilisation nur dann auf, wenn die hohe Temperatur die Zellen schädigte, also die Plasmatätigkeit langsam herabgesetzt worden war.

Wie sich weiter aus Tabelle *1* ergibt, ist eine Temperatur von 55° C. für diese Bakterien schädlich. Die Erhöhung der Temperatur von 25° auf 55° C. brachte zwar eine direkte Steigung der Bakterienatmung mit sich, aber im Gegensatz zu 50° C folgte sofort ein Fallen der CO_2-Abgabe.

VIERTER ABSCHNITT.

Übersicht der Literatur.

Im Folgenden wird hauptsächlich diejenige Literatur berücksichtigt, die sich bezieht auf Untersuchungen, bei denen nur Keimlinge als Versuchsobjekte dienten.

Die Beobachtungen, an abgeschnittenen Blättern, Stengeln u.s.w. gemacht, sind meines Erachtens nicht ohne Weiteres mit denjenigen vergleichbar, wobei die Forscher mit keimenden Samen experimentiert haben.

A. Normale Atmung.

a. Der Atmungsverlauf beim Keimen.

1. Versuche, die sich auf die CO_2-Ausscheidung beziehen.

Schon Huber[1]) und de Saussure[2]) wiesen darauf hin, dass bei der Keimung die ausgeatmete CO_2-Menge mit der Entwicklung zunimmt. Verschiedene andere Forscher, die sich mit dem Thema der Atmung während des Keimens beiläufig befassten, kamen zu demselben Ergebnis. (Fleury, [3])

---

[1]) Huber. Mémoir. s. l'influence de l'air dans la germination, 1801. S. 101.

[2]) de Saussure. Mémoir. d. l. Soc. phys. d. Genève, Bd. 6, 1833. S. 551.

[3]) Fleury. Ann. chim. et. phys. Bd. 4, 1865, S. 44.

Sachsse,[1]) Wiesner,[2]) Laskovsky,[3]) Detmer[4]).

Für *Triticum* fand Rischavi[5]) bei 21° C. zehn Tage lang ein Steigen der CO_2,-Abgabe. Dann blieb die CO_2-Erzeugung fünf Tage lang auf dem Maximum, um schliesslich langsam zu sinken. *Vicia Faba* ergab dagenen andere Resultate. Hier wurde während zwanzig Tagen stets dieselbe CO_2-Menge pro 24 Stunden ausgeatmet. Wenn Rischavi den Verlauf der Atmungsintensität bei Vicia Faba auch während des allerersten Keimungsstadiums bestimmt hätte, so würde er zweifellos gefunden haben, dass die Atmung zunächst eine schwache ist und allmählich intensiver wird.

Borodin[6]) nahm bei *Lepidium* wahr, dass das Maximum der Atmung bei 19°—20° schon am Ende des dritten Tages erreicht war, mit einer stündlichen Intensität von 8 mgr. während bei 24° C. dieser Punkt schon am Beginn des dritten Tages auftrat, mit einer Intensität von 9 mgr pro Stunde.

2. Versuche, die sich auf die O_2-Aufnahme beziehen.

A. Mayer[7]) ist der erste, und soweit mir bekannt, der einzige, der eine eingehende Untersuchung anstellte über den Verlauf der O_2-Aufnahme während der Keimperiode.

Seine Versuche, die er mit *Weizen* nahm, dauerten, bei 10°—13.1° C., 21 Tage; die bei 22.5°—24.5° C., 10 Tage.

---

1) Sachsse, Keimung von Pisum sativ. Habilitationsschrift, Leipzig, 1872.

2) Wiesner. Landw. Versuchsstat. Bd. 15, 1872. S. 135.

3) Laskovsky. Landw. Versuchsstat. Bd. 17, 1874. S. 219.

4) Detmer. Keimung ölhaltiger Samen. Leipzig, 1875.

5) Rischavi. Landw. Versuchsstat. Bd. 19, 1876. S. 321.

6) Borodin. Just's Jahresber. 1875. S. 880. (Referat).

7) Mayer. A. Landw. Versuchsstat. Bd. 18, 1875. S. 245.

Er kommt zu folgendem Ergebnis; „Die Atmung eines ausgelegten Weizenkornes ist bei der niedrigen Temperatur von 11.8° C. im Durchsnitt die ersten Tage gleich Null zu setzen. Es findet eine Quellung und dann wohl eine teilweise Lösung der löslichen Samenbestandteile statt. Erst nach diesen Vorbereitungen ist der junge Organismus zur Sauerstoffaufnahme bereit, welche gerade zu der Zeit bemerkbar wird, wo der Embryo sich sichtbarlich zu vergrössern beginnt. Dann findet schon mit der allerersten Entwicklung des Keimlings eine rapide Steigerung der Atmungsintensität statt, die bald zu ihrem Maximum gelangt, Hier verharrt die Atmung einige Tage in gleicher Stärke; und diese Gleichheit lässt natürlich auf eine Gleichmässigkeit der Bedingungen schliessen." „Die Atmung würde vermutlich mit der Ausbildung der Pflanze kontinuierlich gestiegen sein. Der von mir beobachtete Abfall der Atmungskurve rührt also einzig und allein von der Erschöpfung des Samens an organischen Nährstoffen her."

Es besteht eine auffallende Übereinstimmung zwischen den Mayerschen Resultaten [1]) über die O_2-Aufnahme, und denjenigen von Rischavi [2]) über die CO_2-Ausscheidung. Beide Prozesse sollten also während der Keimung eine Maximumkurve zeigen.

3. Die Relation $\frac{CO_2}{O_2}$

Dass die Relation $\frac{CO_2}{O_2}$ sich während der Keimung ändern sollte, berichtete schon de Saussure. [3])

Oudemans und Rauwenhoff [4]) kamen mit verschiedenen Samen zu dem Ergebnis, dass die aufgenommene

---

[1]) Mayer., A. l. c.

[2]) Rischavi, l. c.

[3]) de Saussure, l. c.

[4]) Oudemans und Rauwenhoff. Linnaea. Bd. 14, 1859. S. 213.

O_2-Menge beim Beginn der Keimung etwas grösser war als die abgeschiedene CO_2-Menge, während sich später ein anderes Verhältnis geltend machte. Die Methode dieser Autoren war aber in mancher Hinsicht noch primitiv.

Genauere Daten über die Relation $\frac{CO_2}{O_2}$ gab erst Godlewski.[1]) Für Stärkesamen fand er das Volumen der ausgeschiedenen CO_2 in allen Keimstadien nahezu gleich dem des aufgenommenen Sauerstoffes. Bei der Keimung der *Erbse* war zum Beispiel das erste Volumen bald etwas grösser, bald kleiner als das zweite. Seine erste Wahrnehmung begann $42\frac{3}{4}$ Stunde nach dem Anfang des Versuchs.

Im Widerspruch hiermit standen die Ergebnisse von Bonnier und Mangin.[2])

Nach diesen Forschern, die u. a. auch mit *Pisum sativum* arbeiteten, sollte der Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ sich während der Keimungsperiode folgendermassen ändern;

„Pendant la période germinative, le rapport $\frac{CO_2}{O_2}$ du volume d'acide carbonique exhalé au volume d'oxygène absorbé est variable. Ce rapport, d'abord égal a l'unité, s'abaisse peu à peu pendant les premiers jours de germination; puis, après avoir atteint une valeur minima variable avec les espèces, ce rapport grandit pour acquérir à la fin de la germination la grandeur qu'il avait au début."

Für *Pisum sativum* war jedoch zu Beginn der Keimung $\frac{CO_2}{O_2}$ wesentlich kleiner als 1.

Es ist schwierig über diese weit auseinandergehenden

---

[1]) Godlewski. E. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 13, 1882. S. 491.

[2]) Bonnier und Mangin. Ann. d. sc. nat. 6e série. T. 18, 1884. S. 293.

Resultate von Godlewski und Bonnier und Mangin zu urteilen, wenn man keine Erfahrung von den durch diese Autoren gebrauchten Apparaten hat.

Godlewski benutzte zur CO_2 Absorption ein mit starker KOH-Lösung gefülltes Gläschen, welches im Atmungsgefässe sonderbarerweise über den Keimpflanzen hing. Zweifellos müssen sich also in seinen Versuchen die Pflanzen in einer CO_2-reichen Atmosphäre befunden haben.

Bonnier und Mangin entnahmen dem Atmungsgefäss Gasproben, ohne überzeugend darzulegen, dass bei dieser Manipulation das Gas sich wirklich gleichmässig im Gefäss verteilt hatte. Es ist also nicht unmöglich, dass ihre Gasanalysen nicht immer ein richtiges Bild von dem Gasgemisch des Apparates gaben.

b. Der Einfluss der Temperatur auf die Atmung.

1. Versuche, die sich auf die CO_2-Ausscheidung beziehen.

Einige Untersuchungen über Temperatureinfluss auf die Pflanzenatmung, welche mehr einen vorläufigen Charakter trugen, wurden von de Saussure [1]) und Garreau [2]) unternommen. Sie berichteten nur, dass der Atmungsprozess bei höherer Temperatur schneller verläuft als bei niedrigerer.

Die ersten systematischen Untersuchungen, welche das Studium der Beziehung zwischen Temperatur und Atmung bezweckten, sind von Felix de Fauconpret [3]) und datieren vom Jahre 1864.

Bei seinen Versuchen gebrauchte er abgeschnittene Zweige und ganze Pflanzen. Er kam zu der Schlussfolgerung, dass

---

[1]) de Saussure, l. c.

[2]) Garreau. Ann. d. sc. nat. 1851. T, 16. S. 271.

[3]) de Fauconpret. F. Recherches sur la respiration des végétaux. Compt. rend. 1864.

die Atmungsintensität regelmässig mit der Temperaturerhöhung stieg.

Laskovski [1]) kam mit keimenden Kürbissamen zu dem Ergebnis, dass die CO_2-Produktion bei jedem Steigen oder Sinken der Temperatur auch entsprechend ein Auf- und Niedergehen zeigte.

Seine Wahrnehmungen beschränkten sich nur auf einige Temperaturen (16°, 17° und 25° C.)

Borodin [2]) fand, wie oben schon erwähnt, für Kressesamen, dass das Maximum der CO_2-Ausscheidung bei höheren Temperaturen eher auftrat als bei tieferen. Aus seinen Ergebnissen glaubte er ableiten zu können, dass die CO_2-Bildung der Temperatur proportional wäre.

Detmer [3]) berichtete von einer einzigen Wahrnehmung bei keimenden *Rapssamen*, woraus hervorgehen sollte, dass die CO_2-Abgabe pro 24 Stunden bei 22° C. bedeutend grösser war als bei 18° C.

Ganz in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Laskovski und Borodin waren diejenigen von Rischavi [4]) mit *Vicia Faba* Keimlingen und später mit *Weizen*. [5]) Auch er war der Ansicht, dass die CO_2-Ausscheidung proportional mit der Temperatur steigen würde.

Im Gegensatz zu dieser Auffassung standen die Ausführungen Pedersens [6]) mit *Gerstensamen*.

Er kam nämlich zu folgendem Schluss:

„La quantité d'acide carbonique qui se dégage des jeunes plantes germantes de l'orge, croît avec la temperature dans

---

1) Laskovski. Landw. Versuchsstat. Bd. 17, 1874. S. 219.

2) Borodin. Just's Jahresber. 1875. S. 880.

3) Detmer. Phys. chem. Unters. über die Keimung etc. Leipzig, 1875. S, 23.

4) Rischavi. Landw. Versuchsstat. Bd. 19, 1876. S. 321.

5) „ Just's Jahresber. 1877, S. 721.

6) Pedersen. Meddelelsen fra Carlsberg Laboratoriet. Bd. 1, 1878. S. 44.

les limites de mes expériences de 0° à 33°.5, mais non proportionnellement à la temperature. Aux temperatures basses, le dégagement d'acide carbonique croît très lentement, mais arrivé à 15°—18°, il augmente très rapidement".

Nachdem Claussen[1]) für verschiedene Samen feststellte, dass es keine Proportionalität zwischen Temperatur und CO_2-Bildung gäbe, und so die Richtigkeit der Ergebnisse von Pedersen bestätigte, war es nun die Frage nach der Lage des Optimums bei der Atmung, welcher die Forscher jetzt ihre ganze Aufmerksamkeit schenkten.

Claussen fand für Keimlinge von *Lupinus luteus* und *Triticum vulgare* ein ausgesprochenes Optimum bei 40° C. Auch Ziegenbein[2]) meinte, dass das Optimum bei der Atmung bei 40° C. gesucht werden müsste. Um zu beweisen, dass das Sinken der CO_2-Produktion, das zwischen 40°- und 45° C. auftrat, kein Absterbungsprozess ist, beruft Claussen sich auf die Tatsache, dass die Pflanzen sogar nach längerem Experimentieren bei 45° C. keine Störungen der Lebensfunktionen zeigten, weil sie nach diesen Versuchen schon innerhalb einiger Stunden geotropische Krümmungen erkennen liessen.

Sehr mit Recht haben Pfeffer[3]) und sein Schüler Chudiakow[4]) sich gegen diese Beweisführung ausgesprochen und gemeint. dass das Sinken bei einer höheren Temperatur durch partielles Absterben der Versuchsobjekte verursacht wurde.

Obwohl Pfeffer keine experimentellen Belege für seine Meinung hatte, sprach er sich über das Optimum bei der Atmung sehr positiv aus. Seiner Ansicht nach würde „innerhalb der günstigen und auf die Dauer zulässigen Temperaturen, die Atmung nicht wie Wachsen, Kohlensäure zer-

---

1) Claussen. Landw. Jahrb. Bd. 19, 1890. S. 893.
2) Ziegenbein. Jahrb. f. wissensch. Bot, Bd. 25, 1893. S. 599.
3) Pfeffer. W. Pflanzenphysiologie. Bd. 1, 1897. S. 572.
4) Chudiakow. N. Landw. Jahrb. Bd. 23, 1894. S. 349.

setzung und auch verschiedene andere Stoffwechselprozesse ein ausgesprochenes Optimum aufweisen".

Auch Bonnier und Mangin [1]) kamen in Folge ihrer Untersuchungen mit abgeschnittenen Blättern zum selben Schluss, dass für die Atmung kein Optimum bestehen würde.

Erst die Kuyperschen Untersuchungen brachten eine vollständige Wendung in der Frage des Temperatureinflusses auf die CO_2-Abgabe bei der Atmung.

Nachdem Blackman [3]), sich stützend auf Beobachtungen an Blättern von *Prunus Laurocerasus,* die Vermutung geäussert hatte, dass wahrscheinlich das Optimum der Atmung kein fester Punkt wäre, sondern sich mit der Versuchsdauer verschieben würde, war Kuyper der erste, der die Richtigkeit hiervon experimentell nachwies.

Die auseinanderlaufenden Resultate der älteren Autoren waren hauptsächlich die Folge des Fehlers, den sie begingen, indem sie den Zeitfaktor vernachlässigten, also nicht daran dachten, dass bei höheren Temperaturen die Atmung in aufeinanderfolgenden Stunden beträchtlich sinken könnte.

Kuypers Untersuchungen führten zu folgendem Ergebnis:

„Wenn man die Atmung bei verschiedenen konstanten Temperaturen während 6 aufeinanderfolgender Stunden bestimmt, findet man für alle Objekte für Temperaturen bis auf 10° immer die gleiche Quantität abgegebener CO_2; die Atmung ist also konstant; für eine höhere Temperatur bis 20°. ergibt sich eine Steigung der Intensität; darauf folgt eine Periode während welcher die CO_2-Abgabe schwankt. Für Temperaturen über 40° ist das Ergebnis immer dasselbe: ein regelmässiger Rückgang, der in seiner graphischen Darlegung eine ungefähr logarithmische Kurve aufweist".

---

[1]) Bonnier und Mangin. Ann. Sc. nat. Bd. 19. S. 254.

[2]) Kuyper, J. Recueil des trav. botan. néerland. Vol. 7, 1910. S. 131.

[3]) Blackman, F. F. Annals of Botany. Vol. 19, 1905. S. 281.

Später fand Kuyper[1]), dass tropische Pflanzen höhere Temperaturen länger ertragen können, ehe der Abfall der Atmung eintritt.

2. Versuche, die sich auf die O_2-Aufnahme beziehen.

Über den Temperatureinfluss auf die O_2-Aufnahme bei der Atmung fand ich nur eine Untersuchung von A. Mayer,[2]) bei der keimende Samen von *Triticum vulgare* als Versuchsobjekte dienten.

Er kommt zum Ergebnis, dass es eine annähernde Proportionalität gibt zwischen Sauerstoffaufnahme und Temperatur.

In seinem Lehrbuch der Agrikulturchemie sagt Mayer[3]), im Anschluss an Kreussler[4]), dass „die Sauerstoffaufnahme durch höhere Temperaturen lange nicht in dem Masse begünstigt wird als die CO_2-Abgabe."

Später wird diese Mitteilung auch von Jauerka[5]) zitiert. Kreussler berichtet nämlich das Folgende:

„Die sehr abweichenden Ergebnisse R. Heinrichs (Grundlagen zur Beurteilung der Ackerkrume, Wismar 1882. S. 153.), welche für vollbeblätterte *Haferpflanzen* ein schon bei 25° eintretendes Optimum und darüber hinaus einen ziemlich rapiden Nachlass der (durch den Sauerstoffverbrauch gemessenen) Atmungsintensität nachweisen, sind wohl durch Abweichungen in der Versuchsanstellung erklärbar."

Scheinbar hat Kreussler sich beim Niederschreiben geirrt, da Heinrich keine O_2-Aufnahme, sondern nur die CO_2-Abgabe gemessen hat.

---

1) Kuyper. J. Ann. du Jardin. Bot. de Buitenzorg. 2e Série. V. 9, 1911. S. 45.

2) Mayer. A. Landw. Versuchsstat. Bd. 19, 1876. S. 340.

3) „ „ Lehrb. d. Agrikulturchemie. Bd. 1, 1901. S. 112.

4) Kreussler. Landw. Jahrb. Bd. 16, 1887. S. 735.

5) Jauerka. Beiträge z. Biolog. der Pflanzen. Bd. 11, 1912. S. 245.

3. Die Relation $\frac{CO_2}{O_2}$.

Von allen Untersuchungen, die sich mit dem Temperatureinflusse auf den Quotienten $\frac{CO_2}{O_2}$ befassten, gebrauchte allein Pourievitch[1]) Keimlinge verschiedener Entwicklungsstadien.

Man war allgemein der Ansicht von Bonnier und Mangin,[2]) die mit Blüten und Rhizomen arbeiteten, dass die Temperatur keinen Einfluss auf diese Relation ausüben würde.

Déhérain und Maquenne[3]) fanden jedoch für Blätter, dass dieser Quotient grösser wurde mit steigender Temperatur.

Pourievitch experimentierte mit verschiedenen Samenarten. Seine höchsten Beobachtungen liegen bei 37° C, die niedrigsten bei 1°—2° C. Das Resultat seiner Versuche war, dass mit Temperatursteigung Zunahme der Grösse des Quotienten stattfand, und dass dieser Temperatureinfluss sich bei jüngeren Exemplaren stärker ausdrückte.

B. Die anaerobe Atmung.

a. Der Verlauf der anaeroben Atmung bei einer nicht schädlichen Temperatur.

Lechartier und Bellamy[4]) fanden, dass gequollene Samen der *Gerste* und *Rosskastanie* bei Sauerstoffabschluss Monate lang CO_2 aushauchen und dabei ihre Keimfähigkeit nur sehr langsam verlieren.

---

[1]) Pourievitch. K. Ann. d. Sc. nat. 9e Série. T. 1. S. 1, 1905.

[2]) Bonnier und Mangin. Ann. d. Sc. nat. 6e Série. T. 17, 1884. S. 359.

[3]) Déhérain und Macquenne. Ann. agronomiques. Bd. 12, 1886. S. 145.

[4]) Lechartier und Bellamy. Compt. rend. T. 79, 1874. S. 949 u. 1006.

Brefeld[1]) fand, dass *Gerste-* und *Weizensamen* in ihrem ersten Keimungsstadium in eine sauerstofffreie Atmosphäre gebracht, 5—6 Wochen lang CO_2 bilden und dass Erbsen-samen dies sogar 3 Monate lang entwickeln.

Erst Godlewski und Polzeniusz[2]) gaben eine ausführliche Untersuchung über die CO_2-Ausscheidung bei der anaeroben Atmung von *Erbsenkeimlingen.* Sie fanden u.a., dass die anaerobe Atmung der in sauerstofffreiem Wasser liegenden Samen mehrere Wochen lang dauert, „wobei die Kohlensäurebildung zunächst schwach ist, dann eine Beschleunigung erfährt, am dritten oder vierten Tage ein Maximum erreicht, auf demselben sich eine Zeit lang erhält (etwa 1 bis 2 Wochen oder mehr) und dann ganz allmählich herabsinkt, um endlich gänzlich aufzuhören."

Godlewski und Polzeniusz gebrauchten zu ihren Untersuchungen mit Sublimat sterilisierte Samen und bestimmten die gebildete CO_2 volumetrisch. Über die Fehler, welche dieser Methode anhaften, siehe Seite 133.

b. Der Einfluss der Temperatur auf die anaerobe Atmung.

Dass mit Temperaturzunahme die CO_2-Produktion bei der anaeroben Atmung zunimmt, fanden bereits Lechartier und Bellamy[3]), Böhm[4]) und Moissan[5]).

Amm[6]) ist der erste, der eine besondere Untersuchung hierüber anstelltte. Die Beobachtungen wurden von 0°-55° C,

---

[1]) Brefeld. Landw. Jahrb. Bd. 5, 1876. S. 281.

[2]) Godlewski und Polzeniusz. Bull. intern. d. l'acad. d. sc. de Cracovie 1901. S. 227.

[3]) Lechartier und Bellamy. Compt. rend. T. 69, 1869. S. 356.

[4]) Böhm. Sitzungsber. der K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 67, 1873. S. 219.

[5]) Moissan. Ann. d. Sc. nat. 6e Série. T. 7. S. 333. 1878.

[6]) Amm. A. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 25, 1893. S. 1.

gemacht, um je 5° steigend. Meistens gebrauchte er dieselben Objekte nur 3 bis 4 Stunden nach einander. Besonders bei höheren Temperaturen wurden die Versuche kurz genommen, da bei 35° C. bald eine bedeutende Abnahme der CO_2-Ausscheidung auftrat. Um die Mittelwerte der CO_2-Abgabe bei höheren Temperaturen zu erhalten, berechnete Amm diese aus den Zahlen mehrerer kurzen Beobachtungen. Die so gefundenen Werte zeigten nach ihm ein ausgesprochenes Optimum für die anaerobe Atmung bei 40° C. an.

Im allgemeinen findet er, dass mit Temperaturerhöhung, die Grösse des anaeroben Prozesses auch zunimmt, welcher Zuwachs in keinem Verhältnis steht mit der Temperaturerhöhung.

Amm gebraucht zu seinen Versuchen den Pfefferschen[1]) Apparat. Seine Thermostateinrichtung war sehr unvollkommen. Das Konstanthalten der Temperatur des Wassers in seinem Thermostaten war „leicht bei einiger Sorgfalt und Übung durch Hinzusetzen warmen resp. kalten Wassers, oder kleiner Eisstücke", zu erreichen! Bei 35° C. und höher musste eine kleine Gasflamme unter das Gefäss gebracht werden.

Wie lange die Vorerwärmung dauerte, bevor die ersten CO_2-Bestimmungen begannen, wird nicht angegeben.

Bei nicht zu hohen Temperaturen war ein Verweilen von 5-7 Stunden im Wasserstoffstrom für die Pflanze nicht schädlich. Zum Beweis hierfür führt Amm die Tatsache an, dass die Pflanzen sich nach dem Experiment normal weiter entwickelten und nach einigen Stunden auch wieder geotropisch reagierten.

Das Nachlassen der CO_2-Produktion, das bei höheren Temperaturen deutlich auftrat, meinte er durch pathologi-

---

[1]) Pfeffer. W. Unters. aus d. bot. Institut zu Tübingen. Bd. 1, 1881—85. S. 637.

sche Erscheinungen erklären zu müssen, welche durch ein zu langes Verweilen in einem O_2-freien Medium auftraten. Von der Möglichkeit, dass die höheren Temperaturen als solche auch schädigend wirken könnten, sagt Amm nichts.

Vollständig zu verwerfen ist die Methode, womit Amm den Quotienten $\frac{J}{N}$ bestimmt (J = der CO_2-Abgabe bei anaerober Atmung, N = der CO_2-Abgabe bei normaler Atmung).

Diesen Quotienten erhält er in folgender Weise:

Er nimmt die Ergebnisse seiner Versuche bei anaerober Atmung, und dividiert diese durch die Ergebnisse, welche Claussen[1]) vier Jahre früher mit denselben Pflanzen bei normaler Atmung erhielt. Es ist so gut wie ausgeschlossen, dass in beiden Fällen die verschiedenen Umstände derart übereinstimmend sein könnten, um den Quotienten $\frac{I}{N}$ auf diese Weise genau zu bestimmen.

Im Jahre 1894 publizierte Chudiakow[2]) eine ausführliche Untersuchung über den Temperatureinfluss auf die anaerobe Atmung, wobei er, was die CO_2-Bestimmung betrifft, zum selben Resultate kam wie Amm. Für die CO_2-Bestimmung wurde nicht nur die Barytmethode (conform Pfeffer) gebraucht, sondern auch eine gasometrische. Obwohl diese letzte Methode mehrere Unvollkommenheiten besass (durch Chudiakow ausführlich angegeben), waren die Ergebnisse, die er mit beiden Arbeitsmethoden erhielt, einander vollkommen gleich.

Bedeutend besser war jedoch bei diesen Untersuchungen die Wärmeregulation.

In der ersten Versuchsreihe wurde mit denselben Keimlingen von 0°—50° C. jedesmal um 10° steigend, zwei Wahrnehmungen, die je eine halbe Stunde dauerten, ge-

---

[1]) Claussen, l. c.

[2]) Chudiakow. N. Landw. Jahrb. Bd. 23, 1884. S. 333.

macht. Für alle Objekte, worunter auch Pisum sativum war, fand Chudiakow, dass die Intensität des Prozesses mit der Temperatur stieg, und dass dieses Steigen nicht der Temperatur proportional war, sondern in stärkerem Verhältnisse, „sodass die Kurven für die intramolekulare Atmung mit ihrer Konvexität der Abscisse der Temperatur zugewandt erscheinen".

Da bei diesen Beobachtungen die Temperatur von 40° C. erreicht wurde, nachdem die Pflanzen schon 12 Stunden lang sich in einem sauerstofffreien Raum befanden, meinte Chudiakow, dass man ein Optimum bei dieser Temperatur nicht annehmen darf, weil O_2-Mangel schon einen schädlichen Einfluss gehabt haben könnte. Doch behauptet er, dass das Optimum, wenn es tatsächlich existierte, nicht weit unter der tödlichen Temperatur läge.

Von grossem Interesse sind die Versuche, wobei die Beobachtungen in aufeinanderfolgenden gleichen Zeiten solange fortgesetzt wurden, bis ein Sinken der CO_2-Abgabe auftrat. Bei 20° C. fand er für Keimpflanzen von Pisum sativum (Wurzellänge 2—2,5 cm.) ein Konstantbleiben der CO_2-Abgabe während 9 aufeinanderfolgenden Stunden, wonach eine langsame Senkung eintrat. Bei dieser Temperatur würde der Prozess bei gequollenen Samen 12 Stunden lang konstant bleiben. Auch bei 30° C. blieb die CO_2-Ausscheidung solcher Samen ebensolange konstant, während Keimlinge mit einer Wurzellänge von 2—2.5 cm. bereits nach 6 Stunden ein Sinken zeigten.

Diese Erscheinung, die auch bei den anderen Samen festgestellt wurde, erklärt Chudiakow folgendermassen:

Entweder ist die Menge des zu verarbeitenden Materials, bei höheren Temperaturen eher aufgebraucht, oder die auftretenden Zwischenprodukte häufen sich auf und verursachen ein Absterben der Objekte. Die Frage, ob das Sinken der CO_2-Ausscheidung das Ergebnis des Einflusses

beider Faktoren, oder des einen von beiden ist, muss er unbeantwortet lassen.

Auch Godlewski und Polzeniusz[1]) kamen zum Schluss, dass bei einer höheren Temperatur die anaerobe Atmung sich weit energischer vollzieht aber entsprechend kürzer dauert als bei einer niedrigen.

Die ganze Menge des von den Samen durch die „intramoleculare" Atmung gebildeten Alkohols und der Kohlensäure soll nach ihnen von der Temperatur unabhängig sein.

---

[1]) Godlewski und Polzeniusz, l. c.

FÜNFTER ABSCHNITT.

Experimenteller Teil.

A. Normale Atmung.

a. Der Atmungsverlauf während des Keimens.

1. Die O_2-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung.

Will man den Einfluss eines äusseren Faktors auf die Atmung keimender Samen studieren, so ist es unbedingt notwendig, genau zu wissen, wie während des Keimens dieser Atmungsprozess normalerweise verläuft.

Tabelle II. gibt das Resultat einer Beobachtung bei 20° C., wobei ausgegangen wurde von 50 trocknen Erbsen. Diese befanden sich im Apparat auf feuchter Watte.

Die erste Beobachtung begann 4 Stunden nachdem der Versuch angesetzt worden war und dauerte 5 Tage.

TABELLE II.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm. O_2. aufgen.	ccm. CO_2. ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$.	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
März 8.	12-4 Nachm.	4.	—	—	—	20.0° C.	755	Vorerwärmung.
	4-6	2.	2.2	5.4	2.45	„		
	6-8	2.	2.6	6.2	2.38	„		
	8^{15}-10^{15}	2.	3.8	8.4	2.21	„		
„ 8/9.	10^{15} Nachm.-8 Vorm.	$9\frac{3}{4}$	—	—	—	„		Samen vollständig gequollen.
„ 9.	8-10 Vorm.	2.	5.5	9.	1.63	„	761	
	10-12	2.	5.6	9.	1.60	„		
	12^{15}-2^{15} Nachm.	2.	5.6	9.4	1.67	„		
	2^{15}-4^{15}	2.	6.4	10.2	1.59	„		
	4^{30}-6^{30}	2.	8.6	9.6	1.11	„		
	6^{30}-8^{30}	2.	9.	9.8	1.08	„		
„ 9/10.	8^{30} Nachm.-8 Vorm.	$11\frac{1}{2}$	—	—	—	„		Wurzellänge ca. $\frac{1}{2}$ cm.
„ 10.	8-10 Vorm.	2.	13.1	13.2	1.00	„	759	
	10-12	2.	13.3	15.6	1.17	„		
	12^{15}-2^{15} Nachm.	2.	14.6	17.2	1.11	„		
	2^{15}-4^{15}	2.	15.5	18.	1.16	„		
	4^{30}-6^{30}	2.	16.4	18.4	1.12	„		
	6^{30}-8^{30}	2.	16.2	18.6	1.14	„		
„ 10/11.	8^{30} Nachm.-8 Vorm.	$11\frac{1}{2}$	—	—	—	„		Wurzellänge ca. 1 cm.
„ 11.	8-10 Vorm.	2.	19.3	19.4	1.00	„	764	
	10-12	2.	19.4	20.2	1.04	„		
	12^{15}-2^{15} Nachm.	2.	18.	18.6	1.03	„		
	2^{15}-4^{15}	2.	19.	19.2	1.01	„		
	4^{30}-6^{30}	2.	19.1	22.2	1.11	„		
	6^{30}-8^{30}	2.	19.6	22.4	1.14	„		
„ 11/12.	8^{30} Nachm.-8 Vorm.	$11\frac{1}{2}$	—	—	—	„		Wurzellänge ca. $2\frac{1}{2}$-3 cm.
„ 12.	8-10 Vorm.	2.	22.	25.	1.13	„	761	
	10-12	2.	23.2	26.2	1.12	„		
	12^{15}-2^{15} Nachm.	2.	20.1	22.	1.09	„		
	2^{15}-4^{15}	2.	17.1	18.	1.05	„		
	4^{30}-6^{30}	2.	17.1	18.	1.05	„		
	6^{30}-8^{30}	2.	17.6	20.	1.13	„		
„ 12/13.	8^{30} Nachm.-8 Vorm.	$11\frac{1}{2}$	—	—	—	„		Wurzellänge 4-5 cm.
„ 13.	8-10 Vorm.	2.	17.3	19.	1.10	„	767	
	10-12	2.	16.	18.	1.12	„		
	12^{15}-2^{15}	2.	16.8	18.	1.07	„		
	2^{15}-4^{15}	2.	17.3	18.	1.04	„		
	4^{30}-6^{30}	2.	16.7	16.9	1.01	„		Wurzellänge 6 cm.

Tabelle III zeigt den Verlauf der Atmung bei 25° C. Die Erbsen wurden in derselben Weise behandelt.

Die Beobachtungen begannen nach 16 Stunden und dauerten 6 Tage.

TABELLE III.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm. O_2. aufgen.	ccm. CO_2. ausgesch.	$\frac{CO_2.}{O_2.}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
April 29/30.	6 Nachm.-10 Vorm.	16.	—	—	—	25.0° C.	—	Die meisten Samen vollständig gequollen.
„ 30.	10 Vorm.-1 Nachm.	3.	4.7	10.5	2.23	„	764	
	1-4	3.	5.8	12.1	2.08	„		
	4^{15}-7^{15}	3.	8.6	14.	1.63	„		
April 30.-Mai 1.	7^{15} Nachm.-8 Vorm.	$11\frac{3}{4}$	—	—	—	„		Alle Samen vollständig gequollen.
Mai 1.	8-11 Vorm.	3.	19.	22.8	1.20	„	766	10 Würzelchen schon durch die Samenhaut gebrochen.
	11 Vorm.-2 Nachm.	3.	22.6	25.1	1.12	„		
	2^{15}-5^{15}	3.	25.5	26.	1.02	„		
	5^{15}-8^{15}	3.	28.1	28.9	1.02	„		
„ 1-2.	8^{15} Nachm.-8 Vorm.	$11\frac{3}{4}$	—	—	—	„		Wurzellänge 1-2 cm.
„ 2.	8-11 Vorm.	3.	33.2	35.3	1 06	„	770	
	11 Vorm.-2 Nachm.	3.	35.8	36.2	1.01	„		
	2^{15}-5^{15}	3.	34.5	34.6	1.00	„		
	5^{15}-8^{15}	3.	33.1	33.8	1.02	„		
„ 2-3.	8^{15} Nachm.-8 Vorm.	$11\frac{3}{4}$	—	—	—	„		Wurzellänge 2-3 cm,
„ 3.	8-11 Vorm.	3.	33.2	33.8	1.01	„	770	
	11 Vorm.-2 Nachm.	3.	33.5	33.8	1.00	„		
	2^{15}-5^{15}	3.	33.6	34.8	1.03	„		
	5^{15}-8^{15}	3.	34.1	34.5	1.01	„		
„ 3-4.	8^{15} Nachm.-8 Vorm.	$11\frac{3}{4}$	—	—	—	„		Wurzellänge $3\frac{1}{2}$-$4\frac{1}{2}$ cm.
„ 4.	8-11 Vorm.	3.	29.3	30.2	1.03	„	765	
	11 Vorm.-2 Nachm.	3.	29.6	30.2	1.01	„		
	2^{15}-5^{15}	3.	29 2	30.6	1.04	„		
„ 4-5.	5^{15} Nachm.-8 Vorm.	$14\frac{3}{4}$	—	—	—	„		Wurzellänge 5-6 cm.
„ 5.	8-11 Vorm.	3.	26.2	27.2	1.04	„		
	11 Vorm.-2 Nachm.	3.	26.5	27.5	1.03	„		Wurzellänge $6\frac{1}{2}$-$7\frac{1}{2}$ cm.

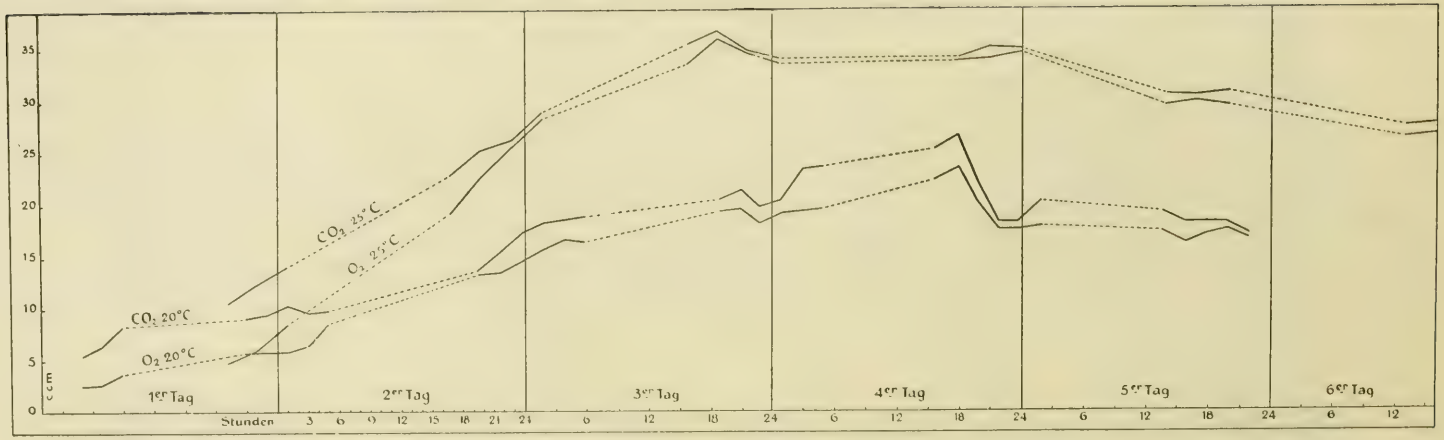

35
30
25
20
15
10
5
0
ccm
CO_2 20°C
O_2 20°C
CO_2 25°C
O_2 25°C
1ster Tag
2ter Tag
3ter Tag
4ter Tag
5ter Tag
6ter Tag
Stunden
3 6 9 12 15 18 21 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12 18 24 6 12

Fig. 11.

Aus der graphischen Darstellung (Fig. 11) ist nun sogleich abzuleiten, dass die Atmung in beiden Fällen, eine Kurve mit einem Maximum zeigt.

Während bei 20° C, dieses Maximum ungefähr in der Mitte des vierten Tages liegt, ist dieser Punkt bei 25° C. schon am dritten Tage erreicht.

Hiermit stimmen die Ergebnisse Borodins (Seite 151) vollständig überein.

Weiter ergab sich, dass bei 25° C. bereits innerhalb 24 Stunden, sowohl die CO_2-Abgabe als die O_2-Aufnahme einen grösseren Wert erreicht haben als bei 20° C., und dass bei 25° C. der gesamte Prozess mit grösserer Intensität verläuft als bei 20° C.

Bemerkenswert ist, dass sowohl bei 25° als bei 20° C., nach dem Erreichen des Maximums, die Atmung Schwankungen aufweist.

Von einem bestimmten Punkt an gehen sowohl die CO_2-Abgabe als auch die O_2-Aufnahme ziemlich parallel. Bei 20° und 25° C. kann also nicht gesagt werden, dass der eine Prozess stärker von der Temperatur beeinflusst wird als der andere, wie in der zweiten Hypothese von Kuyper vermutet wird (Seite 110).

Betrachten wir die Darlegungen Kuypers zu seiner 1ten Hypothese, wobei vorausgesetzt wird, dass die Schwankungen wahrscheinlich durch verstärktes Wachstum einerseits und Beschädigung des Atmungsprozesses durch die Temperatur andrerseits, hervorgerufen werden sollten.

Bei 20° C. meint Kuyper annehmen zu müssen, dass am vierten Keimungstag die Atmung in den ersten fünf Stunden immer eine steigende ist. Seine längeren Versuche bei 20° und 21° C. ergaben alle eine Kurve mit einem Maximum. Da ein schädlicher Einfluss des Apparates nicht festgestellt werden konnte, so meint Kuyper, dass dieser Verlauf vielleicht zu erklären wäre mit der Hypothese „dass nämlich die Erscheinung zurückzuführen sei auf einen

bestimmten Gang der Atmung am vierten Keimungstage, und dass folglich die Atmungsintensität abhängig ist vom Stadium der Keimung". Spezielle Versuche über den Zusammenhang zwischen Keimungsstadium und Atmungsintensität hat Kuyper jedoch nicht angestellt.

In seinem Versuch CXLIII, der 24 Stunden dauerte, stieg die Atmung in den ersten 5 Stunden, um dann langsam bis zum Ende der 24ten Stunde zu fallen.

Gerade dieser letzte Versuch, der eine grosse Übereinstimmung mit dem Verlauf der Atmung in Fig. 11 am vierten Tage zeigt, spricht gegen die Annahme, dass hier die Atmung eine steigende sein sollte.

Aus unseren Beobachtungen geht hervor, dass die Atmung bei 20° C. am 4ten Tage ein Maximum erreicht, um dann mit Schwankungen langsam zu sinken. Man kann also bei kurzen Wahrnehmungen für die Atmung von 4 Tage alten Keimlingen (Temperatur 20° C.) einen Verlauf finden, der dreierlei Erscheinungen aufweisen kann:

Die Atmungskurve kann eine steigende sein, sie kann ein Maximum zeigen oder sie ist eine fallende mit Schwankungen.

Absolut zu vergleichen sind die Keimlinge von Kuyper nicht mit denen vom 4ten Tage in unserm Versuch bei 20° C, denn die Vorperiode seiner Pflanzen war eine andere, nicht nur was die Temperatur anbetrifft, sondern auch in anderer Hinsicht. Wahrscheinlich waren seine Pflanzen am Beginn des 4. Tages etwas weiter entwickelt als die unsrigen, wodurch in seinem Versuch CXLIII dass Fallen auch eher auftrat.

Kuyper stellt nun den schwankenden Verlauf, den er bei 25° und 30° C. fand, im schroffen Gegensatz zu dem Atmungsverlauf bei 20° C., der nach ihm ein steigender ist.

Er kommt zu der Auffassung, dass schon bei 25° C. ein schädlicher Einfluss der Temperatur auf die Atmung auf-

treten muss, während dieselbe Temperatur zugleich ein verstärktes Wachstum verursacht.

Wie sich aus der Fig. 11 ergibt, ist jedoch dieser schwankende Verlauf nicht eine Erscheinung, die erst bei 25° C. auftritt. Sie kommt auch bei 20° C. vor, und zwar nicht nur am 4ten Keimungstag, sondern auch am 5ten und wahrscheinlich bleiben die Schwankungen auch weiter erhalten.

Es ist nun nicht auf der Hand liegend, um auch bei 20° C. eine schädliche Einwirkung der Temperatur anzunehmen, dem gegenüber ein verstärktes Wachstum stehen sollte.

Durch die Tatsache, dass die Schwankungen gleichfalls bei 20° C. vorkommen, wird es schwierig, die erste Hypothese Kuypers zur Erklärung dieser Erscheinung zu benutzen.

Kuyper geht von der Annahme aus, dass im allgemeinen starkes Wachstum eine erhöhte Atmungsintensität mit sich bringt.

Gewiss soll innerhalb eines bestimmten Temperaturintervalles diese Beziehung vorkommen, aber man darf nicht vergessen, dass die den beiden Prozessen abgrenzenden Bedingungen ganz verschiedene sind. So konnte A. Mayer [1]) bei keimendem *Weizen* feststellen, dass bis 34° C. die Atmung stieg und dass bei dieser Temperatur die Atmungsintensität auch grösser war als bei 23° C. Dagegen war das Wachstum dieser Pflanzen nicht am stärksten bei 34° C., sondern bei 23° C.

Die Relation zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Atmungsintensität muss man sich also nicht so einfach vorstellen.

Aus dem Verlauf der Atmung bei 20° und 25° C., wie dies mehrere Tage lang wahrgenommen wurde, und aus der ganz normalen Entwicklung, welche die Keimlinge dabei

---

[1]) Mayer. A. Landw. Versuchsstat. Bd. 19, 1876. S. 340.

zeigten, konnte aus unsrem Versuch nicht gefolgert werden, dass bei diesen Temperaturen an eine schädliche Wirkung zu denken sei. Aus den gefundenen Zahlen ergibt sich, dass nachdem die Atmung bei der Keimung ein gewisses Maximum erreicht hat, der weitere Verlauf ein schwankender ist.

Die Versuche Rischavis, [1]) wobei nur die CO_2-Abgabe gemessen wurde, stimmen bis zum Maximum mit den unsrigen überein. Dasselbe gilt von den Mayerschen [2]) Untersuchungen über die O_2-Aufnahme. Dass diese Autoren nach dem Maximum jedoch keine Schwankungen fanden, geht daraus hervor, dass die Beobachtungen in langen Zwischenpausen genommen wurden.

Es ist sicher der Mühe wert, für diesen eigentümlichen schwankenden Verlauf eine Erklärung zu finden. Aber dies wäre erst dann möglich, wenn man von dem sehr verwickelten Keimungsprozess eine feinere Analyse machen würde.

Sehen wir von einer Erklärung dieser Schwankungen ab, so erhebt sich noch die Frage, was das Fallen nach dem Erreichen des Maximums bedeutet. Sollte sie in der freien Natur auch vorkommen bei Samen die im Boden keimen, und wie weit geht dann dieses Fallen?

Bei keimenden *Pisumsamen* ist nicht daran zu denken, dass nach drei oder viertägigem Keimen, Mangel an organischen Stoffen die Ursache davon sein sollte.

Zwar sind die Bedingungen, in denen sich die Keimlinge im Atmungsgefäss befinden, wie behaglich man diese auch einrichte, nicht ganz normal zu nennen.

Betrachten wir z. B. die Pflänzchen in unseren Versuchen.

Die Würzelchen, die vom Boden bedeckt sein sollten, befinden sich nun in einem Luftstrome. Aus der feuchten

---

[1]) Rischavi, l. c.

[2]) Mayer A. Landw. Versuchsstat. Bd. 18, 1875. S. 245.

Watte kann nichts anders als Wasser aufgenommen werden, während im Boden sicher auch anorganische Stoffe zur Verfügung stehen.

Besonders was das Letzte anbetrifft, will ich hier auf Versuche von Krzemieniewski [1]) verweisen über den Einfluss der Zufuhr und des Mangels von Mineralnährsalzen auf die Keimung von Samen,

Bei *Raphanus Keimlingen* konnte durch Zugabe von Mineralsalzen das Sinken nach dem erreichten Atmungsmaximum wieder aufgehoben werden, sowohl was die CO_2-Abgabe als die O_2-Aufnahme anbetrifft. Solange jedoch die Keimlinge auskömmlich Nährsalze besassen, war die Zufuhr von diesen ohne Erfolg auf den Atmungsverlauf.

Es ist daher vorsichtiger, wenn man bei der Keimungsatmung von einer „grossen Periode der Atmung" sprechen will, um darunter vorläufig nur das Steigen und Erreichen eines Maximums zu verstehen. Denn von dem Auftreten eines Abfalls und den Schwankungen nach dem Maximum, bei nicht schädlichen Temperaturen, weiss man nicht, ob diese wohl den normalen Verlauf der Atmung wiedergeben.

2. Die Relation. $\frac{CO_2}{O_2}$.

Aus den Tabellen II und III ergibt sich, dass im Anfang weniger O_2 aufgenommen als CO_2 ausgeschieden wird, und dass ungefähr 40 Stunden nach der Wasseraufnahme ein Zustand eintritt, wobei diese Relation fortwährend etwas grösser als 1 bleibt.

Tabelle IV zeigt ausser für 20° und 25° C., auch für 30° C., dass während der Wasseraufnahme der Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ sich allmählich verkleinert.

---

[1]) Krzemieniewski. S. Bull. acad. Crac. 1902. Zitiert nach Czapek. Bioch. der Pflanzen. Bd. 3, 1921. S. 47.

Diese Versuche begannen gleichfalls mit trocknen Erbsen auf feuchter Watte, und die ersten Beobachtungen fanden schon eine Stunde nach dem Einsatz statt.

TABELLE IV.

50 trockne Samen.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm. O_2 aufgen.	ccm. CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
März 15.	3^{30}-4^{30} Nachm.	1.	—	—	—	20.0° C.	760	Vorerwärmung.
	4^{30}-6^{30}	2.	0.9	3.	3.33	,,		
	6^{30}-8^{30}	2.	2.	4.5	2.20	,,		
	8^{45}-10^{45}	2.	3.2	5.8	1.80	,,		

100 trockene Samen.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm. O_2 aufgen.	ccm. CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
März 16.	11-12 Vorm.	1.	—	—	—	25.0° C.	755	Vorerwärmung.
	12-5 Nachm.	5.	1.7	4.5	2.70	,,		
	5-10	5.	8.	19.	2.37	,,		Die meisten Samen vollständig gequollen.

50 trockne Samen.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm. O_2 aufgen.	ccm. CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
März 17.	3-4 Nachm.	1.	—	—	—	30.0° C.	752	Vorerwärmung.
	4-10	6.	6.4	10.50	1.64	,,		
,, 17/18.	10 Nachm.-10 Vorm.	12	24.9	39.40	1.58	,,		Alle Samen vollständig gequollen.

Man erhält also hier den Eindruck, als ob zugleich mit dem Anfang der Wasseraufnahme die zu veratmenden Stoffe erst in verschiedener Weise gespalten werden müssen, wonach der oxydierende Prozess eintreten kann.

Es ist jedoch ebenso möglich, dass die Fähigkeit zur O_2-Aufnahme nicht sofort vorhanden ist, sondern erst bei Wasserzutritt langsam entsteht.

Die Resultate welche in den Tabellen II, III und IV angegeben sind, stehen im Gegensatz zu den Ergebnissen Godlewskis[1]) und denen von Bonnier und Mangin[2]) (Siehe Seite 153).

b. Der Einfluss der Temperatur auf die Atmung.

1. Die CO_2-Abgabe und O_2-Aufnahme.

Die nachtstehenden Versuche wurden mit Keimlingen genommen, die zunächst 12 Stunden in Wasser zur Quellung gelegen hatten (Temp. ca. 20° C.), danach 2 Mal 24 Stunden in feuchten Sägespänen keimten und schiesslich 10 Stunden bei 25° C. im Apparat blieben, ehe die erste Beobachtung gemacht wurde.

Der Versuch begann jedes Mal damit, dass festgestellt wurde, welche Atmungsintensität die Keimpflanzen bei 25° C. besassen.

Hiermit wurde beabsichtigt, ein deutliches Bild vom Fallen und Steigen bei Temperaturerniedrigung resp. Erhöhung, zu erhalten. Immerhin war die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass bei gleichalterigen Individuen dieses Steigen oder Fallen infolge Temperaturänderungen in einem gewissen Sinne abhängig sein könnte von dem Anfangswert, den

---

[1]) Godlewski, l. c.

Bonnier und Mangin, l. c.

der Prozess bei einer nicht schädlichen Temperatur besass.

Dieser Verband war jedoch nicht festzustellen, und am wenigsten bei den höheren Temperaturen.

So ist in Tabelle XXI die Anfangsgrösse der O_2-Aufnahme bei 25° C. 23 und eine Stunde später bei 50° C. 24,7; während bei derselben Temperatur in einem anderen Versuche (Tabelle XX), der Anfangswert 23.6 war und eine Stunde nachher bei 50° C. 16.5.

Obwohl also nach den Anfangswerten beider Versuche zu urteilen ist, dass die Keimlinge sich im selben Stadium befanden, war der Einfluss einer höheren Temperatur auf die O_2-Aufnahme ganz verschieden.

Dasselbe wurde auch bei anderen Temperaturen festgestellt, obwohl weniger ausgeprägt und zwar nicht nur für die O_2-Aufnahme, sondern auch für die CO_2-Abgabe.

Hieraus ergibt sich, dass das Steigen oder Fallen, welches bei höheren resp. niedrigeren Temperaturen auftritt, nicht nur die Folge ist von der Temperatur, sondern auch von anderen Faktoren. Wenn nun auch die Anfangswerte nicht gebraucht werden können, um die später gefundenen Zahlen alle zu einem bestimmten Mittelwert umzurechnen, so besitzen sie doch die Bedeutung, dass sie wenigstens angeben, ob in den verschiedenen Versuchen sich die Objekte im Anfang auch auf einer ungefähr gleichen Höhe der Atmungsintensität befanden.

Wie schon auf Seite 117 angegeben wurde, leistete das Manometer m_1 gute Dienste, um die Zeit der Vorerwärmung zu bestimmen. In dem von uns gebrauchten Apparat, wo nicht nur das Atmungsgefäss und die Objekte vorerwärmt werden mussten, sondern auch das ganze System der Absorptionsröhren u. s. w., war bei Temperaturen von 40° C. ab eine längere Vorerwärmung nötig als in den Kuyperschen Versuchen.

Bei tieferen Temperaturen brachte eine längere Vorerwärmungszeit keinen Nachteil mit sich, aber bei den

höheren Temperaturen wurden hierdurch niedrigere Anfangswerte gefunden, als Kuyper sie erhielt.

Tabelle V und VI geben die Beobachtungen bei 0° und 10° C. an.

TABELLE V.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm. O_2. aufgen.	ccm. CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2.}{O_2.}$	Temp.	Bar	Bemerkungen.
Mai 21/22.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 22.	8-10	2.	24.5	26.1	1.06	„	760	
	10-11	1.	—	—	—	0.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	2.5	2.6	1.04	„		
	1-3	2.	2.4	2.5	1 04	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	2 6	2.7	1.04	„		

TABELLE VI.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 22/23.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 23.	8-10	2.	25.6	26.4	1.03	„	761	
	10-11	1.	—	—	—	10.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	8.2	8.6	1.03	„		
	1-3	2.	8.3	8.5	1.02	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	8.3	8 5	1.02	„		

In beiden Fällen ist die Atmung sechs Stunden lang konstant geblieben, während die Intensität bei 0° C. ca. 3 mal so klein ist als bei 10° C.

Tabelle VII und VIII beziehen sich auf die Versuche bei 20° und 25° C.

TABELLE VII.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 24/25.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 25.	8-10	2.	24.8	25.7	1.03	„	760	
	10-11	1.	—	—	—	20.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	19 2	20 1	1.04	„		
	1-3	2.	20.1	21.2	1.05	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	19.9	21.6	1.08	„		
	5^{15}-7^{15}	2.	19.2	20.9	1.08	„		

TABELLE VIII.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 7/8.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 8.	8-10	2.	25.8	26.5	1.02	„	757	
	10-12	2.	28.2	28.8	1.02	„		
	12^{15}-2^{15} Nachm.	2.	28.1	28.3	1.01	„		
	2^{15}-4^{15}	2.	26.3	27.1	1.03	„		
	4^{30}-6^{30}	2.	25.5	26.1	1.02	„		
	6^{30}-8^{30}	2.	26.8	27.9	1.04	„		

Die Atmung geht auf und nieder, sowohl was die CO_2-Abgabe, als auch die O_2-Aufnahme betrifft. Die Intensität ist jedoch bei 25° C. grösser und stets ist die CO_2-Abgabe etwas stärker als die O_2-Aufnahme.

Die Ergebnisse bei 30° C. geben die Tabellen IX, X und XI an.

TABELLE IX.

Datum.	Zeit.	Std	ccm. O_2. aufgen.	ccm. CO_2. ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$.	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 19/20.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 20.	8-10	2	25.9	27.5	1.06	„	760	
	10-11	1.	—	—	—	30.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	36.2	36.7	1.01	„		
	1-3	2.	35.7	36.3	1.01	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	34.4	37.	1.07	„		
	5^{15}-7^{15}	2.	33.2	36.7	1.10	„		

TABELLE X.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm. O_2. aufgen.	ccm CO_2. ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$.	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 18/19.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 19.	8-10	2.	25.8	27.1	1.05	„	762	
	10-11	1.	—	—	—	30.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	35.	35.6	1.02	„		
	1-3	2.	33.	33.2	1.01	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	31.6	33.6	1 06	„		
	5^{15}-7^{15}	2.	30.	30.3	1.01	„		

TABELLE XI.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgesch.	Bemerkungen.
Mai 28/29.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	
„ 29.	8—9	1.	„	10.5	
	9—10	1.	30.0° C.	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	13.	
	11—12	1.	„	13.2	
	12—1 Nachm.	1.	„	12.6	
	1—2	1.	„	12.	
	2—3	1.	„	13.2	
	3—4	1.	„	12.6	

Tabelle XI, wo die Wahrnehmungen stündlich gemacht worden sind, gibt dasselbe Auf- und Niedergehen zu sehen, wie Kuyper es gefunden hat. Die O_2-Aufnahme zeigt in Tabellen IX und X eine langsame Senkung.

Es sei hier noch darauf hingewiesen, dass in Tabelle IX und X, die Wahrnehmungen alle zwei Stunden gemacht worden sind. Bei stündlichen Beobachtungen wären vielleicht auch hier Schwankungen gefunden.

Bei 35° C. sinken beide Prozesse, wie aus den Tabellen XII und XIII hervorgeht.

TABELLE XII.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 8/9.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 9.	8-10	2	24.8	26.3	1.06	„	765	
	10-11	1.	—	—	—	35.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	36.	38.	1.05	„		
	1-3	2.	35.9	38.	1.06	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	34.5	36.2	1.05	„		
	5^{15}-7^{15}	2.	32.1	34.6	1.07	„		
	7^{30}-9^{30}	2.	30.5	32.1	1.05	„		

TABELLE XIII.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 9/10.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 10.	8-10	2.	23.9	24.9	1.04	„	762	
	10-11	1.	—	—	—	35.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	36.4	37.3	1.02	„		
	1-3	2.	36.1	36.7	1.02	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	34.7	35.5	1.02	„		
	5^{15}-7^{15}	2.	33.8	34.2	1.01	„		

In Tabelle XIV zeigen die Stundenwahrnehmungen bei 35° C. ein Sinken mit Schwankungen.

TABELLE XIV.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgesch.	Bemerkungen.
Mai 26/27.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	
„ 27.	8—9	1.	„	11.7	
	9—10	1.	35.0° C.	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	15.	
	11—12	1.	„	12.8	
	12—1 Nachm.	1.	„	11.2	
	1—2	1.	„	12.3	
	2—3	1.	„	11.7	
	3—4	1.	„	12.3	
	4—5	1.	„	10.5	
	5—6	1.	„	11.2	

Bei 40° C. ist gleichfalls ein Sinken wahrzunehmen, wie aus den Tabellen XV, XVI und XVII zu ersehen ist. Das Fallen ist hier jedoch ein stärkeres.

TABELLE XV.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 11/12.	11 Nachm. 8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 12.	8-10	2.	23.3	25.6	1.09	„	753	
	10-11	1.	—	—	—	40.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2	46.4	49.5	1.11	„		
	1-3	2	36.6	40.	1.09	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	32.7	36.7	1.12	„		

TABELLE XVI.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 10/11.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 12.	8-10	2.	23.6	25.2	1.06	„	758	
	10-11	1.	—	—	—	40.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	38.4	40.6	1.05	„		
	1-3	2.	32.8	35.5	1.06	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	30.5	34.7	1.10	„		
	5^{15}-7^{15}	2.	30.	32 4	1.05	„		

TABELLE XVII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgesch.	Bemerkungen.
Mai 27/28.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	
„ 28.	8—9	1.	„	12.5	
	9—10	1.	40.0° C.	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	20.	
	11—12	1.	„	17—	
	12—1 Nachm.	1.	„	15.7	
	1—2	1,	„	15.7	
	2—3	1.	„	15.4	
	3—4	1.	„	15.1	

Tabelle XVIII gibt für 45° C. einen Versuch an, der weiter fortgesetzt wurde.

TABELLE XVIII.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm. CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$.	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 13/14.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 14.	8-10	2.	24.3	26.2	1.07	„	754	
	10-11	1.	—	—	—	45.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	40.8	43.5	1.06	„		
	1-3	2.	25.5	27.5	1.07	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	20.1	22.	1.09	„		
	5^{15}-7^{15}	2.	17.5	20.6	1.11	„		
Mai 14/15.	7^{30} Nachm.-8^{30} Vorm.	13.	—	—	—	„		
„ 15.	8^{30}-10^{30}	2.	44.	46.2	1.05	„	758	Heftige Bakterienentwicklung.

Am folgenden Morgen stellte sich eine grosse O_2-Aufnahme und CO_2-Abgabe heraus.

Bei mikroskopischer Untersuchung ergab sich, dass die Keimlinge bis zum Kern voller Bakterien waren, und gänzlich abgestorben zu sein schienen. Die CO_2-Erzeugung und O_2-Konsumption rührte also hauptsächlich von diesen Bakterien her, welche scheinbar mehr CO_2 abgaben als O_2 aufnahmen.

Tabelle XIX zeigt noch einmal an, dass nach einem 8 stündigen Verbleiben bei 45° C., die Bakterienatmung das Fallen der Erbsenatmung noch nicht aufgehoben hat.

TABELLE XIX.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm. O_2 aufgenm.	ccm. CO_2. ausgesh.	$\frac{CO_2}{O_2}$.	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 12/13.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 13.	8-10	2.	25.6	26.4	1.03	„	750	
	10-11	1.	—	—	—	45.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	42.1	45.5	1.08	„		
	1-3	2.	24.2	26.9	1.11	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	22.2	24.7	1.11	„		
	5^{15}-7^{15}	2.	19.5	21.	1.07	„		

Tabelle XX und XXI lassen deutlich erkennen, dass bei 50° C. ein sehr starkes Sinken auftritt.

TABELLE XX.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 16/17.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 17.	8-10	2	23.6	24.2	1.06	„	753	
	10-11	1.	—	—	—	50.0° C.		Vorerwärmung.
	11-12	1.	16.5	23.6	1.43	„		
	12-1 Nachm.	1.	10.5	15.5	1.47	„		
	1^{15}-2^{15}	1.	6.7	11.1	1.65	„		
	2^{15}-3^{15}	1.	4.1	9.1	2.12	„		
	3^{30}-4^{30}	1.	4.	9.1	2.27	„		Bakterienentwicklung.
	4^{30}-5^{30}	1.	10.2	13.9	1.34	„		
	5^{45}-6^{45}	1.	18.2	20.4	1.12	„		

TABELLE XXI.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 15/16.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 16.	8-10	2.	23.	24.1	1.04	„	760	
	10-11	1.	—	—	—	50.0° C.		Vorerwärmung.
	11-1 Nachm.	2.	24.7	30.5	1.23	„		
	1-3	2.	9.4	15.7	1.68	„		
	3^{15}-5^{15}	2.	8.	10.5	1.31	„		
	5^{15}-7^{15}	2.	12.6	14.2	1.12	„		Bakterienentwicklung.

Es trat jedoch schnell ein Steigen auf, welches durch die Bakterien verursacht wurde.

Aus Tabelle XX, wo stündlich wahrgenommen wurde, ist deutlich der Punkt festzustellen, wobei die Steigung durch die Bakterienatmung mit dem Fallen der Erbsenatmung kompensiert wird.

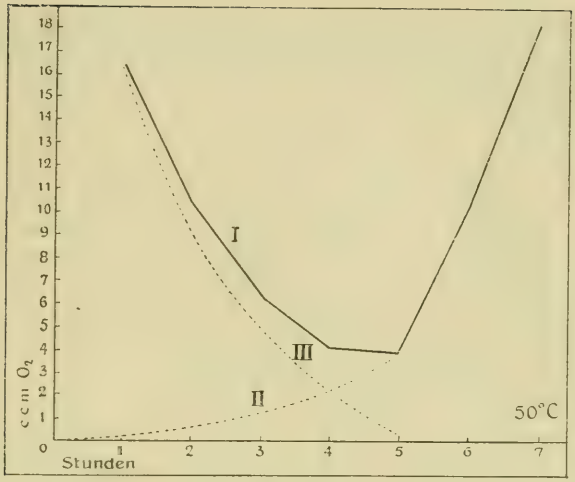


Fig. 12.

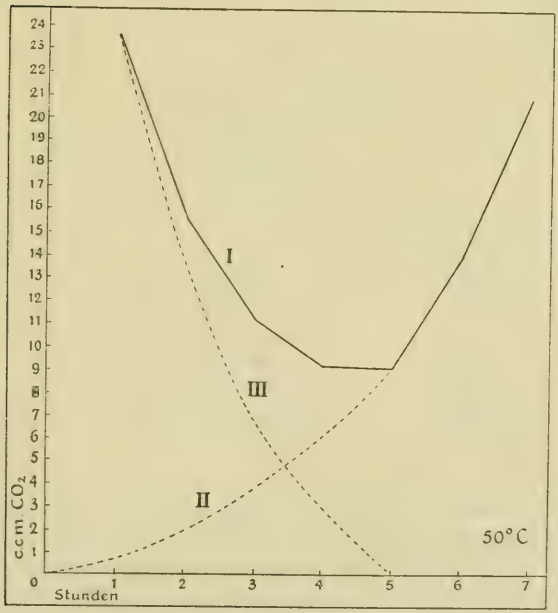


Fig. 13.

Tabelle XX lässt sich sehr gut gebrauchen, um den vermutlichen Gang des wahren Atmungsverlaufes der Erbsen zu konstruieren.

Die Figuren 12 (O_2-Aufnahme) und 13 (CO_2-Abgabe) geben an, wie dies auszuführen ist.

Die gezogene Linie I gibt die tatsächlich gefundenen Werte an. Setzt man voraus, dass von der fünften Stunde an, die abgeschiedenen CO_2-Mengen, allein von Bakterien verursacht wurden, — was natürlich etwas übertrieben ist, — so gibt die punktierte Linie II den vermutlichen (extrapolierten) Gang der Bakterienatmung an. Aus I und II lässt sich nun die punktierte Linie III konstruieren, die ungefähr den reinen Atmungsverlauf der Erbsenkeimlinge darstellt. In Fig. 12 und 13 (Linien III) zeigt dann die Atmung einen jähen Abfall bei einer Temperatur von 50° C.

Tabelle XXII lässt den Verlauf der Atmung bei 55° C. erkennen.

TABELLE XXII.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O_2 aufgen.	ccm CO_2 ausgesch.	$\frac{CO_2}{O_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 17/18.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 18.	8-10	2	25.6	26.4	1.03	„	758	
	10-11	1.	—	—	—	55.0° C.		Vorerwärmung.
	11-12	1.	16.4	21.6	1.22	„		
	12-1 Nachm.	1.	4.4	7.8	1.77	„		
	1^{15}-2^{15}	1.	0.8	1.7	2.12	„		
	2^{15}-3^{15}	1.	ca0.1	0.6	6.	„		

Nach 5 Stunden hörte der Gasaustausch vollständig auf. Bakterienentwicklung wurde hier nicht wahrgenommen, woraus sich ergibt, dass diese Temperatur für die hier auftretenden Bakterien schädlich sein muss, eine Tatsache, die sich auch später bestätigte.

Eine übersicht der Tabellenergebnisse V, VI, VII, VIII, IX, XIII, XVI, XIX, XX und XXII wird graphisch dargestellt in den Figuren 14 (CO_2-Abgabe) und 15 (O_2-Aufnahme).

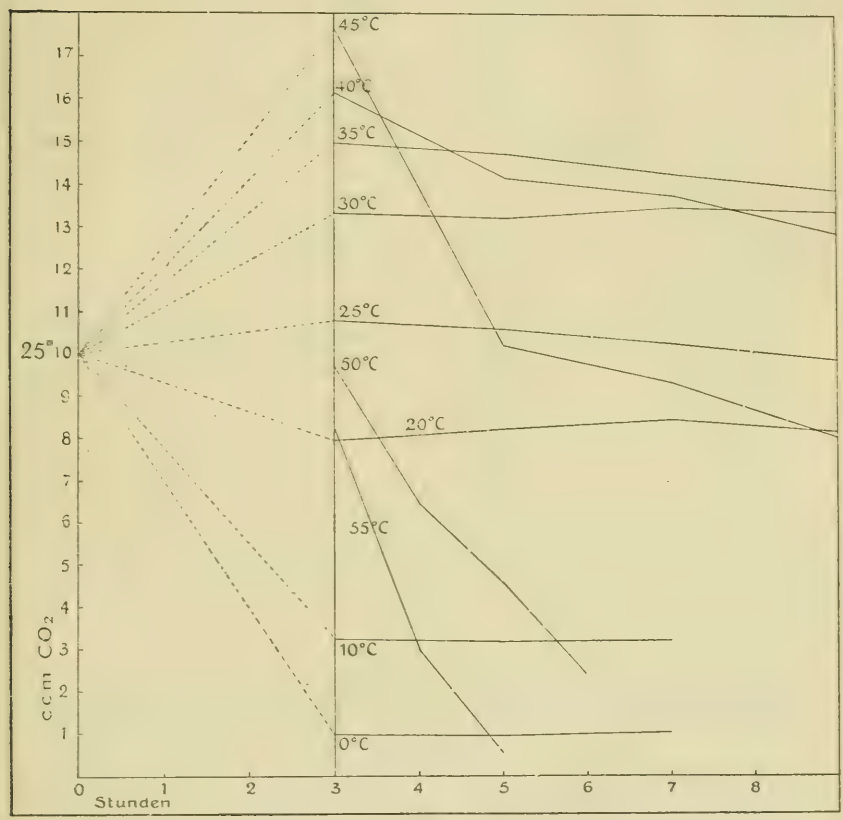


Fig. 14.

Zur Vereinfachung sind die gefundenen Anfangswerte von 25° C. alle auf 10ccm eingestellt. Nach diesem Massstabe sind die anderen Werte umgerechnet worden. Hier-

durch ist am Verlauf der Linien nichts geändert. Der absoluten Grösse der so gefundenen Zahlen ist weniger Wert beizulegen (Siehe Seite 176).

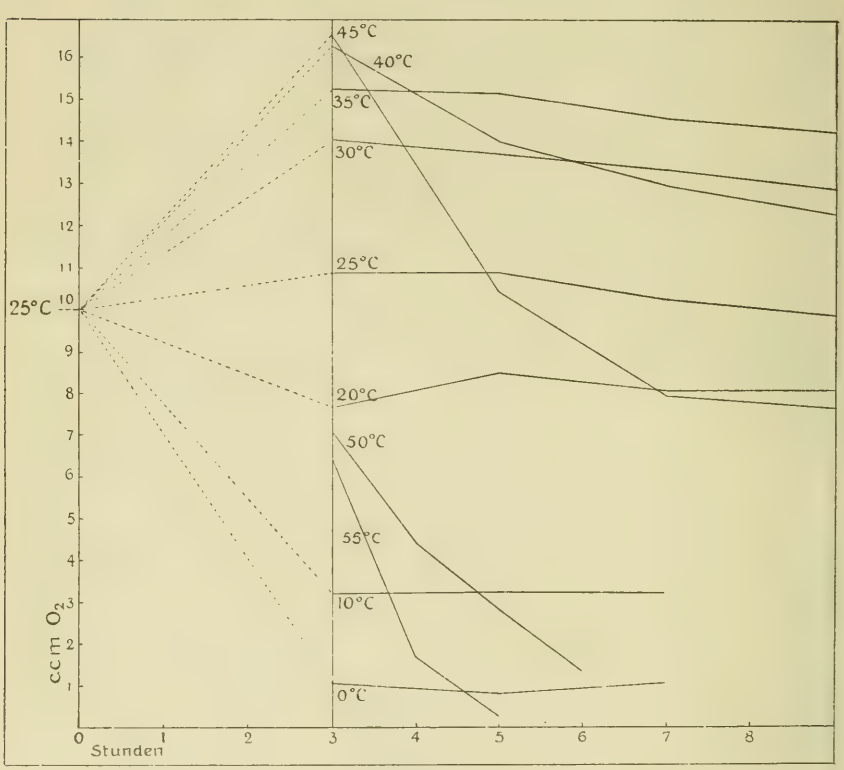


Fig. 15.

Fig. 16 stellt den schwankenden Verlauf der Stundenwerte von 30°, 35° und 40° C. an. (Tabellen XI, XIV und XVII). Die Anfangsgrösse ist auf 10ccm gestellt.

Die hier oben mit 4 Tage alten Keimlingen erhaltenen Ergebnisse der CO_2-Abgabe bei verschiedenen Temperaturen zeigen unzweifelhaft eine grosse Übereinstimmung mit

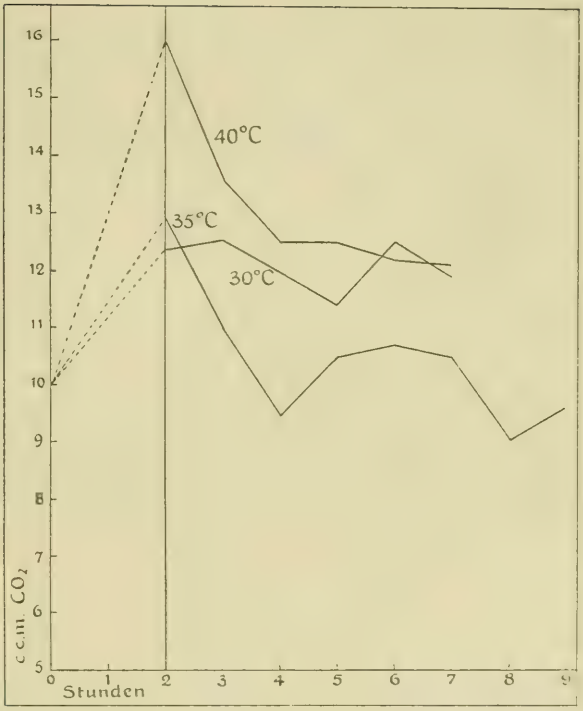


Fig. 16.

denjenigen, welche Kuyper mit gleichalten *Pisumkeimlingen* erhielt.

Bei 0° und 10° C. darf man von einem Konstantbleiben sprechen, bei 20°, 25° und 30° C. von einem Auf- und Niedergehen, während von 35° C. an der Prozess ein sinkender ist.

Dass man jedoch nicht in allen Fällen die Atmungsresultate eines bestimmten Keimungsstadiums verallgemeinern darf und noch viel weniger derartige Ergebnisse gebrauchen kann, um die Richtigkeit einer bestimmten Atmungstheorie

zu beweisen oder zu leugnen, wird jetzt näher besprochen werden.

Bei den im folgenden Abschnitt zu besprechenden Untersuchungen über anaerobe Atmung wurden auch Keimlinge von anderen Stadien genommen.

Es wurden für jede Temperatur zu gleicher Zeit zwei Versuchsreihen aufgestellt; die eine in Wasserstoff, die andere in Luft. Diese letzteren werden hierunter besprochen.

Die Tabellen XXIII, XXIV, XXV, XXVI, XXVII, XXVIII, XXIX. XXX, XXXI und XXII enthalten die Ergebnisse mit Keimlingen, welche von der Wasseraufnahme an, einer Temperatur von 25° C. ausgesetzt wurden, bis sie 21 Stunden alt waren. Zuvor hatten die Samen 9 Stunden in Wasser von 25° C. zur Quellung gelegen, und brachten bei derselben Temperatur die Nacht (11 Stunden) im Apparat zu. Die erste Wahrnehmung bezieht sich also auf die 21te Stunde der Keimung bei 25° C.

TABELLE XXIII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.
Aug. 16/17.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—
„ 17.	8— 9	1.	„	9
	9—10	1.	0.0° C.	—
	10—11	1.	„	1.2
	11—12	1.	„	1.
	12—1 Nachm.	1.	„	1.
	1—2	1.	„	0.8
	2—3	1.	„	0.8
	3—4	1.	„	0.8

TABELLE XXIV.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.
Aug. 15/16.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—
„ 16.	8— 9	1.	„	9.4
	9—10	1.	10.0° C.	—
	10—11	1.	„	3.
	11—12	1.	„	2.6
	12—1 Nachm.	1.	„	2.2
	1—2	1.	„	2.2
	2—3	1.	20.0° C.	—
	3—4	1.	„	6.2
	4—5	1.	„	6.6
	5—6	1.	10.0° C.	—
	6—7	1.	„	3.3
	7—8	1.	„	2.8

TABELLE XXV.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.
Aug. 6/7.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—
	8— 9	1.	„	9.2
	9—10	1.	20.0° C.	—
	10—11	1.	„	6.
	11—12	1.	„	6.1
	12—1 Nachm.	1.	„	6.4
	1—2	1.	„	6.4
	2—3	1.	„	6.5
	3—4	1.	„	6.5

TABELLE XXVI.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.
Juli 20/21.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—
„ 21.	8— 9	1.	„	10.2
	9—10	1.	„	10.2
	10—11	1.	„	10.2
	11—12	1.	„	10.2
	12—1 Nachm.	1.	„	10.2
	1—2	1.	„	10.6
	2—3	1.	„	10.6
	3—4	1.	„	10.6
	4—5	1.	„	10.6
	5—6	1.	„	10.9
	6—7	1.	„	10.9

TABELLE XXVII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.
Juli 27/28.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—
„ 28.	8— 9	1.	„	9.2
	9—10	1.	30.0° C.	Vorerwärmung
	10—11	1.	„	13.2
	11—12	1.	„	14.
	12—1 Nachm.	1.	„	14.9
	1—2	1.	„	14.9
	2—3	1.	„	14.9
	3—4	1.	„	15.4
	4—5	1.	„	15.9
	5—6	1.	„	16.3
	6—7	1.	„	16.3
	7—8	1.	„	16.8

TABELLE XXVIII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.
Aug. 7/8.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—
„ 8.	8— 9	1.	„	9.2
	9—10	1.	35.0° C.	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	12.8
	11—12	1.	„	14.2
	12—1 Nachm.	1.	„	14.2
	1—2	1.	„	14.2
	2—3	1.	„	13.9
	3—4	1.	„	14.4
	4—5	1.	„	13.5
	5—6	1.	„	13.8
	6—7	1.	„	14.2
	7—8	1.	„	13.4
„ 8/9.	8 Nachm.—10 Vorm.	14.	„	—
	10—11	1.	„	15.8
	11—12	1.	„	16.2
	12—1 Nachm.	1.	„	16.6
	1—2	1.	„	16.8

TABELLE XXIX.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.
Aug. 2/3.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—
„ 3.	8— 9	1.	„	9.
	9—10	1.	40.0° C.	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	17.7
	11—12	1.	„	17.7
	12—1 Nachm.	1.	„	16.8
	1—2	1.	„	15.4
	2—3	1.	„	14.2
	3—4	1.	„	14.9
	4—5	1.	„	15.9
	5—6	1.	„	17.
	6—7	1.	„	17.7
	7—8	1.	„	18.1
	8—9	1.	„	18.7

TABELLE XXX.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.
Aug. 1/2.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—
„ 2.	8— 9	1.	„	10.7
	9—10	1.	45.0° C.	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	16.8
	11—12	1.	„	14.
	12—1 Nachm.	1.	„	11.2
	1—2	1.	„	10.2
	2—3	1.	„	11.2
	3—4	1.	„	10.2
	4—5	1.	„	10.2
	5—6	1.	„	11.2
	6—7	1.	„	14.
	7—8	1.	„	15.

TABELLE XXXI.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.
Aug. 14/15.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—
„ 15.	8— 9	1.	„	10.2
	9—10	1.	50.0° C.	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	16.3
	11—12	1.	„	15.9
	12—1 Nachm.	1.	„	16.8
	1—2	1.	„	17.7
	2—3	1.	„	19.6
	3—4	1.	„	26.5

TABELLE XXXII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.
Aug. 12/13.	9 Nachm— 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—
„ 13.	8— 9	1.	„	9.8
	9—10	1.	55.0° C.	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	11.2
	11—12	1.	„	5.2
	12—1 Nachm.	1.	„	3.1
	1—2	1.	„	3.1
	2—3	1.	50.0° C.	—
	3—4	1.	„	4.6
	4—5	1.	„	14.
	5—6	1.	„	21.5

Eine Übersicht von diesen Tabellen gibt Figur 17.

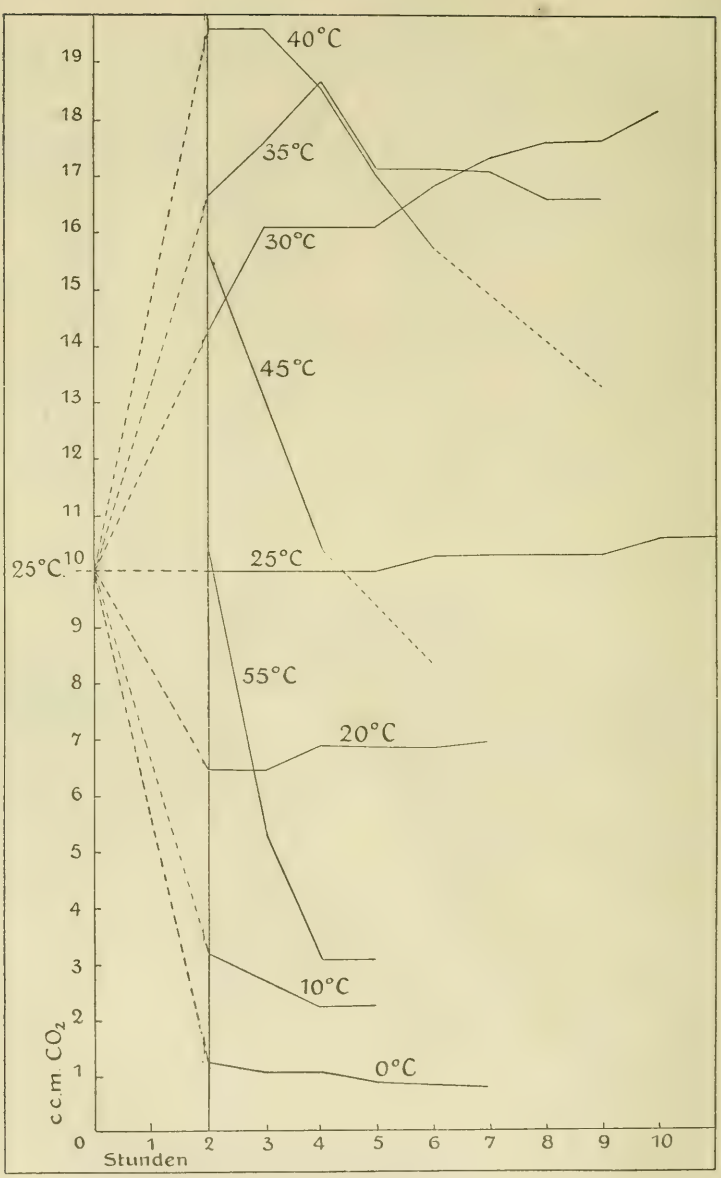

40°C
35°C
30°C
45°C
25°C
55°C
20°C
10°C
0°C
25°C
c.c.m. CO_2
Stunden
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

Fig. 17.

Die Anfangswerte von 25° C. sind alle auf 10 ccm. zurückgebracht, und nach diesem Massstabe sind die anderen Zahlen umgerechnet.

Die Linie von 50° C. ist in der Figur nicht gezogen, da hier die Bakterienentwicklung sehr schnell überwiegend war.

Im Gegensatz zu der CO_2-Abgabe bei Samen, die 4 Tage gekeimt hatten, sehen wir hier bei 21 Stunden alten Keimlingen das Folgende:

Bei 40° C. ein Steigen oder Konstantbleiben 2 bis 3 Stunden lang, wonach ein Fallen auftritt; bei 35° C. ein Auf- und Niedergehen, das mehr als 10 Stunden dauert; bei 30°, 25° und 20° C. ein Steigen; bei 10° und O° C. ein Konstantbleiben.

Schwankungen treten hier also erst bei 35° C. auf, während wir sie schon bei 20° C. sahen bei Erbsen, die 4 Tage gekeimt hatten.

Aus diesen Versuchen ergibt sich, dass die erste Hypothese von Kuyper, wobei vorausgesetzt wurde, dass die Schwankungen bei höheren Temperaturen durch verstärktes Wachstum einerseits und Beschädigung des Atmungsprozesses andrerseits verursacht würden, nicht zur Erklärung dieser Schwankungen gebraucht werden kann.

Denn hier sehen wir deutlich, dass z. B. eine Temperatur von 30° C., welche bei 4 Tage alten Keimlingen Schwankungen erzeugt und also nach Kuyper die Atmung schädigen sollte, gerade umgekehrt auf Keimlinge von 21 Stunden einwirkt, obgleich in beiden Fällen das Wachstum sehr stark ist.

Ebenso kommt dieses Verhältnis zum Ausdruck, wenn man mit Samen von noch jüngeren Keimungsstadien experimentiert.

Tabellen XXXIII und XXXIV enthalten die Resultate von

Versuchen bei 40° und 50° C., welche folgenderweise vorgenommen wurden;

50 trockne Samen wurden ins Atmungsgefäss b (Fig. 9) auf trockne Watte gelegt und mehrere Stunden lang auf 40° resp. 50° C. gehalten.

Nachdem die Samen also die Temperatur vollkommen angenommen hatten, wurde die Watte mit Wasser von der gleichen Temperatur befeuchtet.

(Bei den anaeroben Versuchen musste zu diesem Zweck eine besondere Vorrichtung an das Atmungsgefäss befestigt werden, welche im folgenden Abschnitt behandelt werden wird).

TABELLE XXXIII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.	Bemerkungen.
Aug. 26/27.	10 Nachm.— 8 Vorm.	10.	40.0° C.	nihil.	Trocken.
„ 27.	8— 9	1.	„	0.6	Wasser von 40° C. hinzugefügt.
	9—10	1.	„	2.4	
	10—11	1.	„	5.8	
	11—12	1.	„	7.8	
	12—1 Nachm.	1.	„	7.8	
	1—2	1.	„	7.8	
	2—3	1.	„	7.8	
	3—4	1.	„	7.8	
	4—5	1.	„	10.	Bakterienentwicklung.
	5—6	1.	„	11.	
	6—7	1.	„	11.80	

TABELLE XXXIV.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.	Bemerkungen.
Aug. 18.	10 Vorm.—3 Nachm.	5.	50.0° C.	nihil.	Trocken.
	3 — 4^{30}	$1\frac{1}{2}$.	„	0.9	Wasser von 50° C. hinzugefügt.
	4^{30}— 5	$\frac{1}{2}$.	„	1.2	
	5 — 5^{30}	$\frac{1}{2}$.	„	2.3	
	5^{30}— 6	$\frac{1}{2}$.	„	3.7	
	6 — 6^{30}	$\frac{1}{2}$.	„	4.2	
	6^{30}— 7	$\frac{1}{2}$.	„	4.4	
	7 — 7^{30}	$\frac{1}{2}$.	„	4.6	
	7^{30}— 8	$\frac{1}{2}$.	„	5.4	
	8 — 8^{30}	$\frac{1}{2}$.	„	5.4	
	8^{30}— 9	$\frac{1}{2}$.	„	5.6	
	9 — 9^{30}	$\frac{1}{2}$.	„	5.6	
	9^{30}—10	$\frac{1}{2}$.	„	5.4	
	10 —10^{30}	$\frac{1}{2}$.	„	5.4	
	10^{30}—11	$\frac{1}{2}$.	„	5.4	
	11 —11^{30}	$\frac{1}{2}$.	„	5.4	
	11^{30}—12	$\frac{1}{2}$.	„	5.6	
„ 19.	12 —12^{30}	$\frac{1}{2}$.	„	8.	Bakterienentwicklung.
	12^{30}— 6 Vorm.	$5\frac{1}{2}$.	„	—	
	6^{30}— 7	$\frac{1}{2}$.	„	22.2	
	7 — 7^{30}	$\frac{1}{2}$.	„	31.8	

Der Atmungsprozess konnte hier nun bei Temperaturen von 40° resp. 50° C. einsetzen, ohne dass durch eine Vorerwärmung ein schädlicher Einfluss zu befürchten war; denn eine Beschädigung der trocknen Samen durch diese hohe Temperatur ist soweit bekannt ausgeschlossen. Jedenfalls

ist die Atmung der trocknen Samen im allgemeinen praktisch gleich Null zu setzen, was auch bei höheren Temperaturen der Fall ist, weil in unsern Versuchen, während der Vorerwärmung, das Barytwasser der Pettenkoferschen Röhren vollständig klar blieb.
Fig. 18 und 19 stellen die gefundenen Zahlen graphisch dar (gezogene Linien).

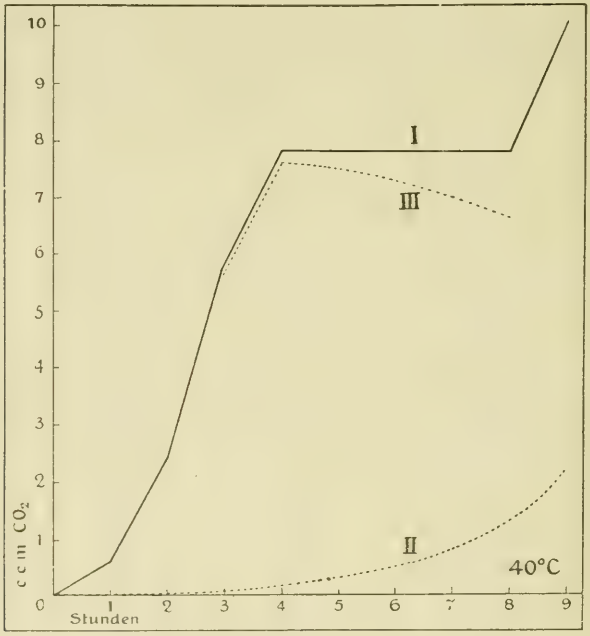


Fig. 18.

Nach einem vier bis fünfstündigen Steigen, was zweifellos in Beziehung zur Wasseraufnahme steht, blieben bei beiden Temperaturen die Mengen der ausgeschiedenen CO_2 auf derselben Höhe, bis eine Steigung auftrat, die durch Bakterien verursacht wurde.

Das Auftreten von Bakterien und das zu Grunde gehen

Fig. 19.

der Objekte in diesen Versuchen beweist, dass diese Temperatur für die Atmung nach Wasseraufnahme schädlich ist. Der normale Verlauf der Atmung bei diesem Wärmegrad wird also auf die Dauer keine gerade Linie zeigen können.

Auch ist hier der Einfluss der Wasseraufnahme, nämlich die Vergrösserung der atmenden Zellenmasse, nach der fünften Stunde von keiner Bedeutung mehr für eine Zunahme der CO_2-Abgabe.

Dies geht aus den übereinstimmenden Versuchen in Wasserstoff hervor, (siehe Tabellen LII, LIV, LV), wo Bakterien ausgeschlossen waren. (Fig. 22). Das Konstantbleiben nach der fünften Stunde (Tabellen XXXIII und XXXIV) wird folglich hauptsächlich durch die Bakterienentwicklung verursacht.

Das Sinken des Atmungsprozesses wurde demnach längere Zeit kompensiert durch die CO_2-Abgabe der Bakterien.

Wie wir in Tabelle I sahen, wo mit 50 infizierten Samen gearbeitet wurde, kann durch die Bakterienatmung nach sechs Stunden bei 50° C. höchstens 3.8 ccm CO_2 pro Stunde produziert werden.

Wenn also in den Versuchen (Tabelle XXXIII, XXXIV) diese Bakterienatmung so gross wie die Steigung in der achten, resp. neunten Stunde angenommen wird, so stellt in Fig. 18 resp. 19, die punktierte Linie II den Verlauf dieser Bakterienatmung dar.

Aus den Linien I und II ist Linie III zu konstruieren, welche dann den wahren Atmungsverlauf bei 40° resp. 50° C. angibt.

Beim Ziehen von Linie II herrscht natürlich eine gewisse Freiheit. Sie kann etwas zu grosse oder zu kleine Werte angeben.

Vergleicht man nun den Verlauf der Linien (Fig, 14, 17 und 18) für die CO_2-Ausscheidung bei 40° C. miteinander, dann fällt sofort der grosse Unterschied ins Auge.

Das Fallen der Atmungsintensität bei 40° C ist bei älteren Keimlingen stärker als bei jüngeren,

Wir kommen also zum Schlusse:

Dieselbe hohe Temperatur hat einen desto stärkeren Einfluss auf den Atmungsverlauf, je älter das Keimungsstadium ist.

Betrachten wir genau die Ergebnisse der Versuche (Tabellen II und III), welche den Atmungsverlauf in den ersten Keimungstagen angeben, so ergibt sich, dass die Atmung, nach der Wasseraufnahme, die Tendenz zum Steigen zeigt. (Fig. 11).

Dieser Faktor, der also bei der Keimung ein Steigen der Atmung bis zu einem gewissen Maximum erzeugt (abgesehen von den Schwankungen, die dann auftreten und dem darauffolgenden Sinken), kann man in Anschluss an A. Mayer „Grosse Periode der Atmung" nennen.

Natürlich wird eine Beziehung bestehen zwischen der Steigung des Atmungsgaswechsels und der gleichzeitig damit stattfindenden Zunahme der Zahl der atmenden Zellen in den wachsenden Objekten.

Die Erscheinung der grossen Periode nur mit dieser Zellvermehrung zu erklären, geht meines Erachtens nicht. Denn von einem bestimmten Augenblick an, erreicht der Atmungsprozess ein Maximum und bleibt längere Zeit darauf stehen, während die Zellenvermehrung fortschreitet, was sich aus der Wachstumszunahme ergibt.

Will man nun den Einfluss eines bestimmten äusseren Faktors auf den Atmungsverlauf bei keimenden Samen studieren, so lehren die obigen Versuche mit Keimlingen verschiedener Entwicklungsstadia, dass man diese grosse Periode nicht ausser acht lassen darf.

Wählt man z, B. zu seinen Untersuchungen Keimpflanzen, die sich noch in der grossen Periode befinden, — also die Tendenz zum Steigen besitzen —, und bringt man dieselben z. B. auf eine gleichhohe nicht schädliche Temperatur, so kann man einen sehr verschiedenen Atmungsverlauf erhalten. Entweder wird bei der höheren Temperatur der Prozess längere Zeit mit erhöhter Intensität steigen, oder man kommt sogleich auf das „Plateau der Schwankungen".

Dieser verschiedene Verlauf ist zweifellos von dem Faktor „grosse Periode" beeinflusst.

Vernachlässigt man diesen Faktor, so muss man selbstverständlich in den Fällen, wo er überwiegt, zu falschen Folgerungen kommen.

Was den Einfluss der Temperatur auf den Verlauf der Keimungsatmung anbetrifft, so darf man nur solche Versuche mit einander vergleichen, deren Keimlinge sich in derselben Atmungsphase befinden.

Es wäre z.B. sehr erwünscht gewesen, wenn in den

Kuyperschen Versuchen [1]) mit tropischen Pflanzen, auch angegeben worden wäre, in welchem Atmungsstadium diese Keimlinge sich befanden.

Seine Versuche mit *Arachis hypogaea,* die er als bestes Vergleichsmaterial mit seinen früheren Versuchen, [2]) wobei er Pisum sativum gebrauchte, ansieht, gaben ihm folgendes Resultat:

„Bei 15° C. ist die Atmung während vier aufeinanderfolgenden Stunden konstant; bei 25° C. finde ich eine kleine Zunahme der CO_2-Abgabe; desgleichen bei 30° C., während man bei 35° C. entweder eine Schwankung um einen Mittelwert oder sogar eine kleine, aber regelmässige Abnahme beobachtet, eine Abnahme, die sich bei höheren Temperaturen immer stärker zeigt; 35° C. ist also die Temperatur, die man als Wendepunkt betrachten kann in Bezug auf den Temperatureinfluss.".

Bei 4 Tage alten *Pisumkeimlingen* beobachtete Kuyper das Auftreten der Schwankungen erst bei 25° und 30° C., während bei 35° ein Sinken auftrat. Jetzt, bei *Arachis* findet er für gleichalte Keimpflanzen, dass diese Schwankungen erst bei 35° C. vorkommen. Hieraus schliesst er, dass für diese Pflanze die „kritische" Temperatur deutlich 5° bis 10° höher liegen sollte. Und das erklärt er in der folgenden Weise: „Die tropischen Pflanzen stehen also in dieser Hinsicht in einem Gleichgewicht mit ihren äusseren Umständen; die Temperatur auf Java wird wohl ungefähr 10° höher sein als die Durchschnittstemperatur der Vegetationsperiode in den gemässigten Zonen."

Diese Folgerung Kuypers kann richtig sein, aber sie darf nicht aus seinen Versuchen mit

---

[1]) Kuyper, J. Ann. du Jardin Bot. de Buitenzorg, 2e Série, Vol. IX, 1911, S. 45.

[2]) Kuyper, J. Recueil des trav. botan. néerlandais. Vol. VII, 1910, S. 131.

Arachis gezogen werden. Denn aus den Tabellen XXVI, XXVII und XXVIII ergibt sich, dass dieselbe höhere Temperatur, die er für *Arachis* als eine „kritische" bezeichnet, infolge ihrer tropischen Natur, es auch für *Pisum* in der gemässigten Zone sein sollte, wenn man z. B. mit Keimlingen arbeitet, die 21 Stunden alt sind.

Hieraus folgt, dass der von Kuyper bei Arachis gefundene Wendepunkt nichts beweist für die tropische Natur dieser Pflanze, es sei denn, dass vorher bewiesen worden wäre, dass sowohl bei *Arachis hypogaea* als bei *Pisum sativum* am vierten Keimungstag auch dieselbe Phase der grossen Periode erreicht ist.

Vergleichen wir den Temperatureinfluss auf die O_2-Aufnahme mit demjenigen auf die CO_2-Abgabe, so erhalten wir:

Tabelle	5.	CO_2-Abgabe	$\frac{25^\circ\ C.}{0^\circ\ C.}$	=	10.—	O_2-Aufnahme	$\frac{25^\circ\ C.}{0^\circ\ C.}$	=	9.8
„	6.	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{10^\circ\ C.}$	=	3.14	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{10^\circ\ C.}$	=	3.04
„	7.	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{20^\circ\ C.}$	=	1.22	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{20^\circ\ C.}$	=	1.23
„	9.	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{30^\circ\ C.}$	=	0.74	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{30^\circ\ C.}$	=	0.71
„	10.	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{30^\circ\ C.}$	=	0.78	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{30^\circ\ C.}$	=	0.73
„	12.	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{35^\circ\ C.}$	=	0.69	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{35^\circ\ C.}$	=	0.68
„	13.	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{35^\circ\ C.}$	=	0.66	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{35^\circ\ C.}$	=	0.65
„	15.	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{40^\circ\ C.}$	=	0.51	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{40^\circ\ C.}$	=	0.50
„	16.	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{40^\circ\ C.}$	=	0.62	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{40^\circ\ C.}$	=	0.61
„	18.	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{45^\circ\ C.}$	=	0.60	„ „	$\frac{25^\circ\ C.}{45^\circ\ C.}$	=	0.59

Tabelle 19.	CO_2-Abgabe	$\frac{25^\circ\ C.}{45^\circ\ C.}$	= 0.58	O_2-Aufnahme	$\frac{25^\circ\ C.}{45^\circ\ C.}$	= 0.55
„ 20.	„	„ $\frac{25^\circ\ C.}{50^\circ\ C.}$	= 1.02	„	„ $\frac{25^\circ\ C.}{50^\circ\ C.}$	= 1.42
„ 21.	„	„ $\frac{25^\circ\ C.}{50^\circ\ C.}$	= 1.26	„	„ $\frac{25^\circ\ C.}{50^\circ\ C.}$	= 1.07
„ 22.	„	„ $\frac{25^\circ\ C.}{55^\circ\ C.}$	= 1.22	„	„ $\frac{25^\circ\ C.}{55^\circ\ C.}$	= 1.56

Hieraus ergibt sich eindeutig, dass bei beiden Prozessen der Temperatureinfluss fast derselbe ist. Erst bei 50° und 55° C. treten Unregelmässigkeiten auf, aber nirgends zeigt sich, dass der eine Prozess stärker beeinflusst wird als der andere, wie in der 2ten Hypothese Kuypers vermutet wird.

2. Die Theorie von Blackman[1]).

Keimende Samen von *Pisum sativum* haben scheinbar bei 20° C das Maximum der grossen Periode bereits am vierten Tage erreicht und befinden sich in diesem Stadium auf dem „Plateau der Schwankungen". Gegen Kuypers Betrachtungen über die Blackmansche Theorie kann also nicht angeführt werden, dass der Faktor „Grosse Periode der Atmung" von Einfluss gewesen ist auf die von ihm erhaltenen Zahlen, mit viertägigen *Pisumkeimlingen*. In allen anderen Fällen jedoch, wo die Anwesenheit eines bestimmten Faktors den Temperatureinfluss überherrscht, wird es wohl unmöglich sein, ohne exakte Analyse etwas zu zeigen von der Richtigkeit der Blackmanschen Theorie.

Fräulein v. Amstel[2]) berichtet z.B. von einer Untersuchung der O_2-Aufnahme bei Keimpflanzen. Sie schliesst

---

[1]) Blackman, F. F. Ann. of Botany. Bd. 19, 1905, S. 281.

[2]) van Amstel, J. E. De temperatuursinvloed op physiologische processen der alkoholgist. Delfter Dissert. 1912.

aus ihren Versuchen, dass die Blackmansche Theorie aufgegeben werden muss, weil die Linie der Nullstundenwerte keine steigende, sondern eine Optimumkurve ist.

Vom gebrauchten Material und seiner Vorbehandlung wird nichts anderes gesagt, als dass es *Weizenkeimlinge* waren.

Wenn man jedoch aus den Ergebnissen, welche wir mit vier Tage alten Keimlingen erhielten, (Fig. 14) die Nullstundenlinie durch die Blackmansche Extrapolation konstruieren wollte, so würden hierbei die verschiedenen Punkte ganz anders zu liegen kommen, als wenn das Material der 21 Stunden alten Keimlinge (Fig. 17) dazu gebraucht würde. Es ist darum sehr gut denkbar, dass z.B. der Faktor Grosse Periode in den Versuchen von v. Amstel einen solchen Einfluss ausgeübt hat, wodurch das Entstehen einer „Optimumkurve" erklärt wird.

Im allgemeinen haben alle bisherigen Betrachtungen über die Blackmansche Theorie meiner Meinung nach einen beschränkten Wert.

Denn die Richtigkeit dieser Hypothese wird nur dann dargetan werden können, wenn man den zu untersuchenden physiologischen Prozess streng analysiert hat, mit anderen Worten, wenn man den Einfluss von Nebenfaktoren aufgehoben, oder wenigstens erst festgestellt hat.

Hierbei muss nicht nur an äussere Faktoren, sondern auch an innere gedacht werden, kurz an alle Faktoren, die das Keimpflänzchen beherrschen.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal den Hauptgedanken, welcher der Blackmanschen Theorie zu Grunde liegt.

Blackman nimmt an, in Übereinstimmung mit Tammann[1]) und Duclaux[2]), dass die Wirkung der

---

[1]) Tammann, G. Die Reaktionen der ungeformten Fermente. Zeitschr. physiol. Chem. Bd. 16, 1892, S. 317.

[2]) Duclaux, E. Traité de microbiologie. Bd. 2. 1899, S. 193.

Enzyme von zwei Faktoren beherrscht wird, nämlich durch die Temperatur und die Enzymmenge.

Die Enzyme aber sind zersetzliche Stoffe und zerfallen schon bei niederen Temperaturen in unwirksame Komponenten. Dieser Prozess wird bei höheren Temperaturen noch beschleunigt.

Der Temperatureinfluss auf die Enzymwirkung ist nun derart, dass man einerseits eine Zuhname der *Reaktionsgeschwindigkeit* erhält und andererseits eine Beschleunigung des *Enzymzerfalls.*

Diese Relation zwischen Temperatur und Enzymwirkung konnte Tammann bei Enzymen in wässerigen Lösungen experimentell feststellen. Er ist auch der erste gewesen, der auf die Bedeutung des Zeitfaktors hinwies.

Es scheint mir nun, dass diese Verhältnisse im Organismus viel verwickelter sind. Hier hat man nicht nur mit den obigen beiden Faktoren zu tun, sondern es tritt noch ein dritter hinzu, der in dem Wiederaufbau der zersetzen Enzymmenge besteht.

Den Temperatureinfluss auf die Enzymwirkung muss man sich hier etwa so vorstellen:

1. Erhöhung der Reaktionsgeschwindigkeit,
2. Teilweiser Zerfall der Enzyme,
3. Gesteigerter oder wenigstens geänderter Wiederaufbau der Enzyme.

Nimmt man diese Erweiterung der Blackmanschen Hypothese an, so folgt hieraus, dass das Gleichgewicht bei nicht schädlichen Temperaturen hergestellt wird durch den obengenannten 3ten Faktor.

Will man nun aus der festgestellten Grösse der *Enzymwirkung* durch eine Berechnung den Wert für die *Enzymreaktionsgeschwindigkeit* finden, so ist es unbedingt nötig, dass man auch die Geschwindigkeit kennt, mit welcher die Prozesse, in 2 und 3 genannt, verlaufen.

Es braucht also nicht weiter auseinandergesetzt zu werden,

dass wir zur Zeit noch sehr weit davon entfernt sind, um Blackmans Hypothese experimentell darzustellen, weshalb mir Betrachtungen in diese Richtung an der Hand unserer Ergebnisse zwecklos erscheinen.

Es sei hier noch verwiesen auf die kritische Studie von Cohen Stuart,[1]) wo die Blackmansche Theorie eingehend besprochen ist.

3. Die Relation. $\frac{CO_2}{O_2}$.

Betrachten wir in den Tabellen V—XIX die verschiedenen Werte des Quotienten $\frac{CO_2}{O_2}$, wie er sich bei Temperaturen von O°-45° C berechnen liess, so sehen wir, dass dieser Quotient von der Temperatur nicht beeinflusst wird. Er schwankt zwischen 1.00 und 1.12, eine Erscheinung, die auch bei normalen Temperaturen wahrzunehmen ist. (Tabellen II und III). .

Für *Phaseolus multiflorus, Hordeum distichum, Triticum vulgare, Helianthus annuus, Cucurbita Pepo* und *Lupinus albus* fand Pourievitch[2]) dass $\frac{CO_2}{O_2}$ grösser wird bei Temperaturerhöhung. Die höchste Temperatur seiner Versuche war 35° C. Von der Vorbehandlung der Keimlinge wird nichts angegeben. Bei vielen Versuchen betrug die Temperaturschwankung 3° C. Die Methode von Pourievitch war derjenigen von Bonnier und Mangin gleich und bestand im Analysieren von Luftproben, die aus dem Atmungsgefäss genommen wurden. Oft dauerten seine Beobachtungen mehr als 20 Stunden und der Sauerstoffgehalt seines Apparates sank auf 4 %. Pourievitch konnte jedoch zeigen, dass diese O_2-Verminderung keinen schädlichen Einfluss hatte auf den Atmungsgaswechsel

---

[1]) C. P. Cohen Stuart. Kon. Akad. Amsterdam, 1912, S. 1159.

[2]) Pourievitch l. c.

[3]) Bonnier und Mangin l. c.

seiner Versuchsobjekte. Die Art und Weise seiner Beweisführung hierzu sagt aber wenig. Denn er gibt nur an, dass $\frac{CO_2}{O_2}$ für verschiedene Sauerstoffspannungen gleich bleibt. Hieraus ist nicht zu ersehen, ob die Sauerstoffverminderung auch die Prozesse der O_2-Aufnahme und CO_2-Abgabe beeinflusst hat.

Ganz im Gegensatz zu seinen Ergebnissen über den Temperatureinfluss auf $\frac{CO_2}{O_2}$, stehen unsere Resultate.

Erst bei 50° und 55° C. konnte in unseren Versuchen eine Erhöhung von $\frac{CO_2}{O_2}$, beobachtet werden. (Tabellen XX, XXI und XXII).

Bemerken wir hier noch, dass bei den verschiedenen Temperaturen $\frac{CO_2}{O_2}$ stets grösser als 1 blieb.

4. Der Temperaturkoeffizient Q_{10}.

Q_{10} = das Verhältnis der Geschwindigkeitskonstante K bei $x + 10°$ zu dem bei $x°$ C. $\left(Q_{10} = \frac{K\,x + 10}{K\,x}\right)$.

Wie schon Kuyper fand und auch aus unseren Versuchen hervorgeht, bleibt bei 4 Tage alten Keimlingen die Anfangsgrösse des Atmungsprozesses bei schädlichen Temperaturen nicht konstant, sondern wird sie in den aufeinanderfolgenden Stunden *immer kleiner*.

Je höher die Temperatur, desto schneller fällt der Atmungsprozess.

Ein Versuch, in solchen Fällen dennoch die Anfangsintensität nach einer Zeit 0 zu finden, gibt die Extrapolationsmethode Blackmans [1]).

---

[1]) Blackman, l. c.

Durch Elimination des schädlichen Temperatureinflusses, welche eine Funktion der Zeit ist, würde man also auch für höheren Temperaturen Q_{10} berechnen können.

Betrachten wir jetzt für 20° und 30° C. den Atmungsverlauf bei 21 Stunden alten Keimlingen (Tabellen XXV und XXVII.

Die Anfangsgrösse der Atmung ist bei 30° C. höher als bei 20° C., aber in beiden Fällen nimmt sie zu als Folge der Tatsache, dass die Objekte sich hier noch in der grossen Periode der Atmung befinden. Diese Beschleunigung des Atmungsprozesses in den aufeinanderfolgenden Stunden ist bei 30° C. grösser als bei 20° C. Die Zunahme durch diese Beschleunigung ist also abhängig von der Temperatur und ist ebenfalls eine Funktion der Zeit.

Will man also für dieses Keimungsstadium Q_{10} berechnen, so darf man die gefundenen Werte der Atmungsintensität nicht ohne weiteres durch einander dividieren. In diesem Falle sollte man erst den förderenden Einfluss der grossen Periode eliminiert haben.

Aus diesem Beispiel ist wohl zu folgern, dass man auch bei niedrigen Temperaturen etwas Ähnliches finden muss.

In der Phase der grossen Periode der Atmung darf man auch bei nicht schädlichen Temperaturen den Zeitfaktor nicht vernachlässigen.

B. Anaerobe Atmung.

a. Der Verlauf der anaeroben Atmung bei einer nicht schädlichen Temperatur.

In Tabelle XXXV sind die Resultate eines Versuches angegeben, der mit 75 trocknen Erbsen auf feuchter Watte begann. Die Samen wurden zuvor zehn Stunden in Wasser von 20° C. gequollen. Sie blieben über Nacht, zehn Stunden lang, auf 25° C im Wasserstoffstrom im Apparat. Dann

begannen am folgenden Morgen um 8 Uhr die Beobachtungen, die jede zwei Stunden gemacht wurden. Beim Beginn der Wahrnehmungen waren also alle Erbsen vollständig gequollen.

TABELLE XXXV.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgesch.	Bemerkungen.
Juni 26/27.	10 Nachm.—8 Vorm.	10.	25.0° C.	—	Wasserstoffstrom.
„ 27.	8—10	2.	„	21.2	
	10—12	2.	„	21.8	
	12—2 Nachm.	2.	„	21.8	
	2 - 4	2.	„	21.8	
„ 27/28.	4 Nachm.—8 Vorm.	16.	„	—	
„ 28.	8—10	2.	„	20.8	
	10—12	2.	„	20.8	
	12—2 Nachm.	2.	„	20.8	
	2—4	2.	„	20.2	
„ 28/29.	4 Nachm.—8 Vorm.	16.	„	—	
„ 29.	8—10	2.	„	20.	
	10—12	2.	„	20.4	
	12—2 Nachm.	2.	„	20.4	
	2—4	2.	„	20.6	
	4—6	2.	„	20.	
„ 29/30.	6 Nachm.—8 Vorm.	14.	„	—	
„ 30.	8—10	2.	„	20.4	
	10—12	2.	„	20.	
	12—2 Nachm.	2.	„	20.	
	2—4	2.	„	20.6	
	4—6	2.	„	20.4	
	6—8	2.	„	20.4	50 Würzelchen schon durch die Samenhaut gebrochen.
„ 30.	8 Nachm.		„	128.4 d.i. pro 2 Std.	Luftstrom.
Juli 1.	8 Vorm.	12.		21.4	
	11^{15} Vorm.—1^{15} Nachm.	2.	„	21.6	
	1^{15}—3^{15}	2.	„	25.2	
	3^{15}—5^{15}	2.	„	26.4	
	5^{15}—7^{15}	2.	„	27.3	Wurzellänge ca. 1 cm.

Der Verlauf der CO_2-Abgabe zeigte vier Tage lang ein Schwanken um einen Mittelwert, man könnte sagen ein Konstantbleiben. Am Ende des vierten Tages wurde das Atmungsgefäss geöffnet, und man konnte den gebildeten Alkohol deutlich riechen. Die Erbsen zeigten noch eine grüne Farbe und bei 50 waren die Würzelchen durch die Samenhaut gebrochen. Eine normale Entwicklung fand also nicht statt. Von einem bestimmten Punkte an muss das Wachstum eingestellt worden sein.

Über die Frage eines anaeroben Wachstums gehen die Meinungen sehr auseinander. Eine ausführliche Untersuchung über diesen Gegenstand stellte Nabokich [1]) an.

Im Gegensatz zu ihm sind die Meinungen von Pfeffer [2]), Wortmann, [3]) Detmer, [4]) Wieler, [5]) Palladin, [6]), Godlewski und Polzeniusz [7]) und Polowzow, [8]) die im sauerstofffreien Raume einen gänzlichen Stillstand des Wachstums wahrnahmen.

Nabokich meint, dass der Fehler der anderen darin liegt, dass sie Schlüsse aus zu kurzen Versuchen gezogen haben.

Seiner Meinung nach gibt es bestimmt ein anaerobes Wachstum, und dieses soll in gewisser Beziehung mit dem Prozess des normalen aeroben Wachstums völlig identisch sein. So sagt Nabokich u. a.:

„Es zeigte sich nämlich, dass die Entwicklung der Pflanzen

---

1) Nabokich, A. J. Landw. Jahrb. Bd. 38, 1909, S. 53.

2) Pfeffer, W. Landw. Jahrb. Bd. 7, 1878, S. 805.

3) Wortmann, J. Bot. Zeit. Bd. 42, 1884, S. 705.

4) Detmer, W. Landw. Jahrb. Bd. 2, 1882, S. 226.

5) Wieler, A. Unters. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. 1, S. 223.

6) Palladin. Die Bedeutung des Sauerstoffes für die Pflanzen. Moskau 1885, S. 87.

7) Godlewski u. Polzeniusz. Bull. d. l'acad. d. sc. d. Cracovie, 1901, S. 258.

8) Polowzow, W. Abh. d. Kais. Akad. d. Wissensch. z. Petersb. Série 8, Bd. 12, 1901, S. 62.

im sauerstofffreien Medium streng nach dem Gezetze der grossen Periode verläuft, etc."

Mit *Pisum sativum* stellte Nabokich nur einige Versuche an. Er musste von diesem Objekte bald Abstand nehmen: „denn die Wurzelspitzen litten hier schon am zweiten Tage des Experiments, während für die Äusserung des Wachstums derselben nicht weniger als drei Tage anaerober Kultur erforderlich waren. Augenscheinlich war die Pflanze für die Lösung der Frage wenig tauglich, und man musste sich nach Objekten mit intensiverer anaeroben Wachstumsfähigkeit umsehen."

Die von Nabokich untersuchten Keimlinge hatten eine so abnormale Vorperiode und unterlagen einem solch tief eingreifenden Verfahren, dass meines Erachtens aus seinen Wachstumsmessungen wenig zu schliessen ist.

Obwohl es nicht in unserer Absicht lag bei den anaeroben Atmungsversuchen zugleich den Wachstumsprozess zu studieren, konnte doch ein solcher festgestellt werden.

Über den Verlauf der aneroben CO_2 Produktion fanden Godlewski und Polzeniusz,[1]) wie bereits Seite 160 berichtet wurde, dass bei diesen Pflanzen „am ersten Tage die intramolekulare Atmung immer noch sehr schwach war. Sie verstärkte sich aber rasch, sodass meistens schon am dritten, seltener am vierten, manchmal schon am zweiten Tage der Höhepunkt der Kohlensäurebildung erreicht war. Zu diesem Maximum gelangt, erhielt sich die intramolekulare Atmung eine bis zwei Wochen lang in gleicher Höhe, um dann ganz allmählich wieder zu sinken und endlich ganz aufzuhören".

Es ist selbstverständlich, dass die langsame Steigung während des ersten Tages in Beziehung zur Wasseraufnahme steht. Je tiefer das Wasser in das innere der Erbse eindringt, um so mehr Zellen werden dann an der CO_2-

---

[1]) Godlewski und Polzeniusz l. c.

Abgabe teilnehmen. Wie schon bereits Seite 133 angeführt, wird das weitere Steigen, das diese Autoren bis zum 4ten Tage beobachteten, nur scheinbar gewesen sein und ist es wahrscheinlich zurückzuführen auf Alkoholdämpfe, mit denen sich die Luft im Apparat allmählich sättigte.

Ihr Resultat, dass die CO_2-Abgabe, von einem bestimmten Punkte an, längere Zeit konstant bleibt, steht also in guter Übereinstimmung mit den Ergebnissen in Tabelle XXXV angegeben.

Von den Objekten berichten Godlewski und Polzeniusz nur, dass keine Keimung stattfand.

Es scheint demnach für *Pisum sativum* die Anwesenheit von O_2 für die Keimung und das normale Wachstum notwendig zu sein.

Am Ende des vierten Tages wurden die Keimlinge (Tabelle XXXV) in der darauffolgenden Nacht in einem Luftstrom gehalten.

Am nächsten Tage zeigte sich deutlich, dass die CO_2-Abgabe erst langsam und dann bedeutend stieg. Scheinbar waren die Pflanzen durch das längere Verweilen in einer Wasserstoffatmosphäre nicht derart beschädigt worden, dass sie hierdurch ihre ganze Lebenstätigkeit einbüssten.

In den letzten 20 Stunden in der Luft entstand ein starkes Wachstum und die meisten Keimlinge bildeten in dieser Zeit 1 cm. lange Würzelchen.

Es gibt nun zwei Möglichkeiten, womit man sich die Beziehung zwischen Keimung (resp. Wachstum) und O_2-Anwesenheit denken könnte.

Entweder ist die bei der anaeroben Atmung entwickelte Energie unzureichend um Keimung hervorzurufen, oder, die Energie für die Keimung ist in genügender Menge vorhanden, aber von dem O_2 muss ein bestimmter Reiz zum Wachsen ausgehen.

Über eine etwaige Reizwirkung kann an der Hand unserer Versuche nicht geurteilt werden.

Wohl gestatten die Ergebnisse eine Betrachtung über die Energieentwicklung beim anaeroben Prozess anzustellen.

Die Beobachtungen in Tabelle XXXV begannen, nachdem die Samen zehn Stunden gequollen und 10 Stunden lang im Apparat zugebracht hatten, um die Wasseraufnahme zu vervollständigen.

In den Untersuchungen (Tabellen XXXIX bis LI) haben wir jedesmal die erste Wahrnehmung gemacht mit Samen, die neun Stunden lang in Wasser von 25° C. gelegen hatten und danach elf Stunden bei derselben Temperatur in Luft oder im Wasserstoffstrom gehalten waren.

Aus all diesen Beobachtungen ergab sich, dass die CO_2-Abgabe von 75 Erbsen, nach einer solchen Vorbehandlung, in Luft nur wenig kleiner war als in Wasserstoff. Die anaerobe CO_2-Ausscheidung würde also in diesem Stadium etwas grösser sein als die CO_2-Produktion bei normaler Atmung.

Setzen wir nun wegen der Alkoholbildung den anaeroben Prozess bei Pisumkeimlingen der alkoholischen Gärung identisch, so sollte jener auch nach der Formel $C_6 H_{12} O_6 = 2 C_2 H_5 OH + 2 CO_2$, wobei 22 Kal. frei werden, verlaufen; während die Formel für normale Atmung $C_6 H_{12} O_6 + 6 O_2 = 6 H_2 O + 6 CO_2$ ist. Hierbei werden 678 Kal. frei.

Nehmen wir den Fall, dass die anaerobe CO_2-Produktion der aeroben gleich ist, so erhalten wir:

$3 C_6 H_{12} O_6 = 6 C_2 H_5 OH + 6 CO_2 + 66$ Kal., und $C_6 H_{12} O_6 + 6 O_2 = 6 H_2 O + 6 CO_2 + 678$ Kal., woraus folgt, dass bei Pisum der anaerobe Prozess $\pm \frac{1}{10}$ der Energie liefert, welche bei der normalen Atmung frei wird.

Das Nichtauftreten der normalen Keimung muss also hauptsächlich in einem Mangel der dazu notwendigen Energie gesucht werden.

Wie gesagt, war sowohl in den Versuchen von God-

lewski und Polzeniusz, als auch in den obigen von einem bestimmten Punkte an, die CO_2-Produktion konstant.

Hieraus darf man nicht ableiten, dass der anaerobe Prozess bei dieser Temperatur auch während längerer Zeit eine konstante Intensität besitzt.

Im Gegenteil, dieses Konstantbleiben der CO_2-Abgabe, lässt sich nur dadurch erklären, dass man annimmt, dass der Prozess eine Neigung zum Steigen besitzt. Hierauf werden wir später zurückkommen.

b. Der Einfluss der Temperatur auf die anaerobe Atmung.

Betrachten wir nun zunächst einige Versuche bei 30°, 35° und 40° C, wobei 50 vier Tage alte Keimlinge gebraucht wurden.

Die Samen wurden zuvor 12 Stunden in Wasser von 20° C. gequollen und keimten danach 48 Stunden bei derselben Temperatur in feuchten Sägespänen. Dann wurden abends zwei Portionen von 50 gleich entwickelten Keimlingen ausgewählt und gleichzeitig Versuche in Wasserstoff (A) und in Luft (B) angesetzt. Die eine Portion blieb während der Nacht (11 Stunden) bei 25° C. im Wasserstoffstrom; die andere unter denselben Bedingungen im Luftstrom. Am folgenden Morgen wurde erst eine Wahrnehmung bei 25° C. gemacht. Danach wurde die Temperatur erhöht resp. erniedrigt.

Die Vorerwärmungszeit war in all diesen Versuchen eine Stunde.

TABELLE XXXVI.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden. A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	Bemerkungen.
Mai 28/29.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 29.	8—9	1.	„	8.4	10.5	
	9—10	1.	30.0° C.	—	—	Vorerwärmung
	10—11	1.	„	9.6	13.	
	11—12	1.	„	8.8	13.2	
	12—1 Nachm.	1.	„	8.4	12.6	
	1—2	1	„	9.	12.	
	2—3	1.	„	8.8	13.2	
	3—4	1.	„	7.8	12.6	

TABELLE XXXVII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden. A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	Bemerkungen.
Mai 26/27.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 27.	8—9	1.	„	9.3	11.7	
	9—10	1.	35.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	13.2	15.	
	11—12	1.	„	11.4	12.8	
	12—1 Nachm.	1.	„	10.6	11.2	
	1—2	1.	„	10.4	12.3	
	2—3	1.	„	10.4	11.7	
	3—4	1.	„	10.9	12.3	
	4—5	1.	„	9.9	10.5	
	5—6	1.	„	9.3	11.2	

TABELLE XXXVIII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden. A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	Bemerkungen.
Mai 27/28.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 28.	8—9	1.	„	9.	12.5	
	9—10	1.	40.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	15.	20.	
	11—12	1.	„	13.5	17.	
	12—1 Nachm.	1.	„	12.2	15.7	
	1—2	1.	„	12.	15.7	
	2—3	1.	„	11.9	15.4	
	3—4	1.	„	11.7	15 1	

Bei 30° C. (Tabelle XXXVI) sehen wir die CO_2-Abgabe in der bekannten Weise schwanken, sowohl in A. als auch in B. Im Wasserstoff besteht jedoch die Neigung zum Sinken.

Desgleichen zeigen bei 35° C. (Tabelle XXXVII) beide Versuche Schwankungen.

Das Fallen ist hier aber stärker ausgesprochen.

Tabelle XXXVIII gibt den Verlauf bei 40° C. an. Hier sinkt die CO_2-Abgabe sowohl in A. als in B.

Fig. 20 gibt eine graphische Vorstellung der Tabellen XXXVI, XXXVII und XXXVIII.

Die Anfangswerte gehen von 10 aus.

Aus diesen Versuchen ergibt sich deutlich, dass bei 4 Tage alten Keimlingen bei Temperaturen von 30°, 35°, und 40° C. keine Steigung der anaeroben CO_2-Ausscheidung wahrzunehmen ist.

Auch ist die CO_2-Abgabe in Luft grösser als in Wasserstoff. Demnach würde hier $\frac{I}{N}$ kleiner als 1 sein.

Jetzt wollen wir die Resultate besprechen, die sich bei 21 Stunden alten Keimlingen ergaben.

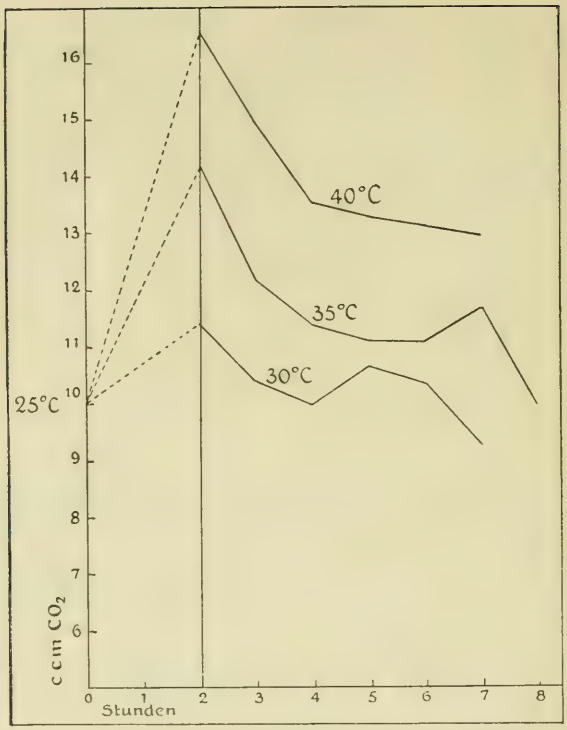


Fig. 20.

Die Samen wurden zuvor neun Stunden in Wasser von 25° C. gequollen. Dann wurden abends zwei Portionen von 75 gleich gequollenen Samen ausgewählt und gleichzeitig Versuche in Wasserstoff (A) und in Luft (B) angesetzt. Die eine Portion blieb während der Nacht (11 Stunden) bei 25° C. im Wasserstoffstrom; die andere unter denselben Bedingungen im Luftstrom. Am folgenden Morgen wurde erst eine Wahrnehmung bei 25° C. gemacht. Danach wurde die Temperatur erhöht resp. erniedrigt.

Bei 0°. (Tabelle XXXIX) ist die CO_2-Abgabe gering und bleibt mehrere Stunden konstant.

TABELLE XXXIX.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden. A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	Bemerkungen.
Aug. 16/17.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 17.	8—9	1.	„	9.8	9.	
	9—10	1.	0.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	1.	1.2	
	11—12	1.	„	1.	1.	
	12—1 Nachm.	1.	„	0.8	1.	
	1—2	1.	„	0.8	0.8	
	2—3	1.	„	0.8	0.8	
	3—4	1.	„	0.8	0.8	

Tabelle XL zeigt bei 10° C. dieselbe Konstanz.

TABELLE XL.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden. A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	Bemerkungen.
Aug. 15/16.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 16.	8—9	1.	„	10.6	9.4	
	9—10	1.	10.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	2.6	3.	
	11—12	1.	„	2.4	2.6	
	12—1 Nachm.	1.	„	2.2	2.2	
	1—2	1.	„	2.2	2.2	
	2—3	1.	20.0° C.	—	—	
	3—4	1.	„	6.2	6 2	
	4—5	1.	„	6.6	6.6	
	5—6	1.	10.0° C.	—	—	
	6—7	1.	„	3.	3.3	
	7—8	1.	„	2.6	2.8	

Da bei diesem Versuch mein Eisvorrat zu Ende ging, wurde nach der vierten Stunde die Temperatur auf 20° C. gebracht. Hierdurch trat in beiden Versuchen die gleiche Steigung der CO_2-Abgabe auf. Später auf 10° C. zurück-

gebracht, stellte sich die ursprüngliche Intensität sogleich wieder ein.

Tabelle XLI gibt für 20° C. an, dass sowohl in A. als auch in B. eine geringe Steigung zu beobachten ist. Vielleicht ist es besser, in A. von einem Konstantbleiben zu sprechen.

TABELLE XLI.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.		Bemerkungen.
				A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	
Aug. 6/7.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 7.	8— 9	1.	„	10.	9.2	
	9—10	1.	20.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	6.	6.	
	11—12	1.	„	6.	6.1	
	12—1 Nachm.	1.	„	6.1	6.4	
	1—2	1.	„	6.1	6.4	
	2—3	1.	„	6.1	6.5	
	3—4	1.	„	6.2	6.5	

TABELLE XLII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.		Bemerkungen.
				A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	
Juli 20/21.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 21.	8— 9	1.	„	12.8	10.2	
	9—10	1.	„	12.8	10.2	
	10—11	1.	„	12.8	10.2	
	11—12	1.	„	12.6	10.2	
	12—1 Nachm.	1.	„	13.10	10.2	
	1—2	1.	„	12.8	10.6	
	2—3	1.	„	13.10	10.6	
	3—4	1.	„	13.10	10.6	
	4—5	1.	„	13.10	10.6	
	5—6	1.	„	13.10	10.9	
	6—7	1.	„	12.8	10.9	

Dass der Prozess in Luft deutlich steigt bei 25° C., während in Wasserstoff die CO_2-Ausscheidung um einen Mittelwert schwankt, geht aus der Tabelle XLII hervor.

Bei 30° C (Tabelle XLIII) nimmt in A. sowohl als in B. die CO_2-Abgabe zu. Zu bemerken ist hier noch, dass oft einige Stunden nacheinander dieselben CO_2-Mengen abgeschieden wurden.

TABELLE XLIII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.		Bemerkungen.
				A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	
Juli 27/28.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 28.	8—9	1.	„	12.8	9.2	
	9—10	1.	30.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	15.4	13.2	
	11—12	1.	„	15.8	14.	
	12—1 Nachm.	1.	„	16.2	14.9	
	1—2	1.	„	16.4	14.9	
	2—3	1.	„	16.4	14.9	
	3—4	1.	„	16.4	15.4	
	4—5	1	„	16.4	15.9	
	5—6	1.	„	16.4	16.3	
	6—7	1.	„	16.8	16.3	
	7—8	1.	„	16.8	16 8	

Eine Änderung im Verlauf der beiden Prozesse trat erst bei 35° C. auf. Im Gegensatz zum Konstantbleiben oder langsamen Steigen bei den Temperaturen von 0°—30° C., sehen wir hier im Anfang erst ein Steigen, worauf ein Fallen folgt. Der aerobe Prozess (B) stieg in Tabelle XLIV drei Stunden, und dann setzte das Sinken ein. In Tabelle XLV tritt nach einstündiger Steigung ein Konstantbleiben bis zur 4ten Stunde auf. Darauf folgten Schwankungen. Dasselbe ergab sich unter gleichen Bedingungen beim anaeroben Prozess. (A Tabelle XLIV und XLV).

TABELLE XLIV.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden. A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	Bemerkungen.
Aug. 5/6.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 6.	8—9	1.	„	12.4	9.5	
	9—10	1.	35.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	16.4	15.9	
	11—12	1.	„	17.3	16.8	
	12—1 Nachm.	1.	„	16.4	17.8	
	1—2	1.	„	15.4	16.3	
	2—3	1.	„	15.4	16.3	
	3—4	1.	„	15.4	16.3	
	4—5	1	„	15.4	15.9	
	5—6	1.	„	15.4	15.9	

TABELLE XLV.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden. A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	Bemerkungen.
Aug. 7/8.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 8.	8—9	1.	„	10.4	9.2	
	9—10	1.	35.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	12.6	12.8	
	11—12	1.	„	13.1	14.2	
	12—1 Nachm.	1.	„	13.2	14.2	
	1—2	1.	„	13.4	14.2	
	2—3	1.	„	12.3	13.9	
	3—4	1.	„	12.6	14.4	
	4—5	1.	„	12.2	13.5	
	5—6	1.	„	10.9	13.8	
	6—7	1.	„	10.9	14.2	
	7—8	1.	„	10.2	13.4	
„ 8/9.	8 Nachm.—10 Vorm.	14.	„	—	—	
„ 8.	10—11	1.	„	9.2	15.8	Bakterienentwicklung in B.
	11—12	1.	„	8.6	16.2	
	12—1 Nachm.	1.	„	8.6	16.6	
	1—2	1.	„	8.6	16.8	

Der Versuch in Tabelle XLV wurde am folgenden Tage fortgesetzt. Das Sinken in A. hatte noch nicht aufgehört. Dagegen war in B. ein Steigen aufgetreten, dessen Ursache in der Bakterienentwicklung gesucht werden musste. Daraus ergab sich, dass für diese Objekte eine Temperatur von 35° C bei längerer Dauer als schädlich angesehen werden muss.

Bei 40° C. ist die Atmung der Objekte in Luft im Anfang konstant. (Tabelle XLVI und XLVII).

TABELLE XLVI.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.		Bemerkungen.
				A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	
Aug. 4/5.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 5.	8—9	1.	„	10.8	9.3	
	9—10	1.	40.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	13.5	15.	
	11—12	1.	„	13.8	15.	
	12—1 Nachm.	1.	„	12.3	15.	
	1—2	1.	„	12.3	13.2	
	2—3	1.	„	12.	13.2	Bakterienent-wicklung in B.
	3—4	1.	„	12.2	14.4	
	4—5	1.	„	10.8	16.8	
	5—6	1.	„	10.8	17.4	
	6—7	1.	„	10.8	18.	
	7—8	1.	„	9.6	19.2	

TABELLE XLVII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm. CO_2 ausgeschieden. A in Wasserstoff.	B. in Luft.	Bemerkungen.
Aug. 2/3.	9 Nachm.-8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 3.	8-9	1.	„	10.8	9.	
	9-10	1.	40.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10-11	1.	„	16.	17.7	
	11-12	1.	„	16.	17.7	
	12-1 Nachm.	1.	„	14.2	16.8	
	1-2	1.	„	14.2	15.4	
	2-3	1.	„	13.6	14.2	
	3-4	1.	„	11.2	14.9	Bakterienentwicklung in B.
	4-5	1.	„	11.2	15.9	
	5-6	1.	„	11.3	17.	
	6-7	1.	„	11.2	17.7	
	7-8	1.	„	11.1	18.1	
	8-9	1.	„	11.	18.7	

Schon in der fünften bis sechsten Stunde war die Bakterienentwicklung in B. so stark, dass der Verlauf des tatsächlichen Atmungsprozesses nicht mehr ersichtlich war.

Der anaerobe Prozess in A. bei 40° C. gab gleichfalls erst ein Konstantbleiben an. Dann folgte ein beständiges Fallen.

In Tabelle XLVIII sank bei 45° C. die Intensität des anaeroben Prozesses nach zehn Stunden von 16.8 ccm. auf 3,8 ccm. pro Stunde.

Dass diese Tätigkeit bei dieser Temperatur fast ganz aufhört, ist aus Tabelle XLIX ersichtlich, wo der Versuch 14 Stunden dauerte. Die Intensität fiel hier von 16.2 ccm. auf 0.3 ccm. pro Stunde.

Im aeroben Prozess (A) wurde jedoch das Sinken schnell aufgehoben durch die CO_2-Produktion der sich entwickelnden Bakterien.

TABELLE XLVIII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm- CO_2 ausgeschieden-		Bemerkungen.
				A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	
Aug. 1/2.	9 Nachm. 8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 2.	8-9	1.	„	12.4	10.7	
	9-10	1.	45.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10-11	1.	„	16.8	16.8	
	11-12	1.	„	14.4	14.	
	12-1 Nachm.	1.	„	12.1	11.2	
	1-2	1.	„	10.2	10.2	
	2-3	1.	„	9.8	11.2	Bakterienentwicklung in B.
	3-4	1.	„	9.3	10.2	
	4-5	1	„	8.4	10.2	
	5-6	1.	„	7.	11.2	
	6-7	1.	„	5.	14.	
	7-8	1.	„	3.8	15.	

TABELLE XLIX.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden. A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	Bemerkungen.
Aug. 9/10.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	--	—	
„ 10.	8— 9	1.	„	12.1	9.8	
	9—10	1.	45.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	16.2	15.2	
	11—12	1.	„	13.5	12.3	
	12—1 Nachm.	1.	„	11.2	10.2	
	1— 2	1.	„	10.2	9.3	Bakterienentwicklung in B.
	2— 3	1.	„	8.4	9.3	
	3— 4	1.	„	8.4	12.1	
	4— 5	1.	„	8.4	13.8	
	5— 6	1.	„	7.8	14.9	
	6— 7	1.	„	3.7	17.7	
	7— 8	1.	„	2.8	18.7	
	8— 9	1.	„	1.8	22.4	
	9—10	1.	„	0.9	24.3	
	10—11	1.	„	0.6	29.9	
	11—12	1.	„	0.3	31.2	
„ 10/11.	12 Nachm.—8 Vorm.	8.	„	—	—	
„ 11.	8— 9	1.	„	0.3 Luft.	78. Wasserstoff	
	9—10	1.	„	0.6	26.2	Bakterienentwicklung in A.
	10—11	1.	„	5.6	20 5	
	11—12	1.	„	16.8	10.4	
	12—1 Nachm.	1.	„	35.5	7.4	
	1—2	1.	„	45.8	5.6	
	2—3	1.	„	52.4	5.6	
	3—4	1.	„	58.	5.1	

Bei Fortsetzung des Versuchs in Tabelle XLIX ergab sich, dass die CO_2-Abgabe in A im Mittel auf 0.3 ccm. stehen geblieben war (Aug. 11).

Es erhebt sich hier die Frage, ob diese geringe CO_2-

Menge als anaerobe Atmung angesehen werden muss, oder ob es eine postmortale CO_2-Abgabe ist.

In B. war jedoch die CO_2-Abgabe zu dem Riesenbetrag von 78 ccm. pro Stunde emporgeschnellt, was auf eine massenhafte Entwicklung der Bakterien zurückzuführen war. Nun wurde durch A. Luft, durch B. Wasserstoff geleitet. Mit grossen Sprüngen stieg in A. die CO_2-Abgabe, während sie in B. mit grosser Schnelligkeit sank.

Hiermit war überzeugend bewiesen, dass die in unseren Versuchen auftretenden Bakterien *streng aerob* waren und dass folglich in den anaeroben Versuchen von mitatmenden Bakterien nicht die Rede sein konnte.

Zum Isolieren und Determinieren der auftretenden Bakterien fehlte mir leider die Zeit.

In Tabelle L erkennen wir, dass bei 50° C. der anaerobe Prozess schnell auf ein Minimum kam. Sobald jedoch Luft hinzutrat, entwickelten sich die Bakterien. In B. war das Sinken der Atmung bald durch Bakterienentwicklung über-

TABELLE L.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden. A. in Wasserstoff.	ccm CO_2 ausgeschieden. B. in Luft.	Bemerkungen.
Aug. 14/15.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 15.	8—9	1.	„	12.1	10.2	
	9—10	1.	50.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	17.7	16.3	
	11—12	1.	„	14.	15.9	
	12—1 Nachm.	1.	„	8 4	16.8	Bakterienentwicklung in B.
	1—2	1.	„	6.5	17.7	
	2—3	1.	„	2.7	19.6	
	3—4	1.	„	0.9	26.5	
				Luft.	Wasserstoff.	Bakterienentwicklung in A.
	4—5	1.	„	2.8	23.	

deckt. Wie vorhin trat im Wasserstoffstrom auch hier ein Sinken der Bakterienatmung auf.

Das starke Sinken beider Prozesse bei 55° C. ist aus Tabelle LI zu ersehen.

TABELLE LI.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden. A. in Wasserstoff.	B. in Luft.	Bemerkungen.
Aug. 12/13.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	25.0° C.	—	—	
„ 13.	8—9	1.	„	10.2	9.8	
	9—10	1.	55.0° C.	—	—	Vorerwärmung.
	10—11	1.	„	9.3	11.2	
	11—12	1.	„	2.1	5.2	
	12—1 Nachm.	1.	„	0.9	3.1	
	1—2	1.	„	0.9	3.1	
	$2—2^{30}$	1/2	50.0° C.	—	—	
	$2^{30}—3^{30}$	1.	„	± 0.1	4.6	Bakterienentwicklung in B.
	$3^{30}—4^{30}$	1.	„	± 0.1	14.	
	$4^{30}—5^{30}$	1.	„	± 0.1	21.5	
				Luft.	Wasserstoff.	
	$5^{30}—6^{30}$	1.	„	0.6	22.4	Bakterienentwicklung in A.
	$6^{30}—7^{30}$	1.	„	1.8	6.5	
	$7^{30}—8^{30}$	1.	„	5.6	3.7	
	$8^{30}—9^{30}$	1.	„	7.6	1.8	

Nachdem bei 55° C. nach vier Stunden eine Intensität von 0.9 ccm. pro Stunde erreicht worden war, zeigte der anaerobe Prozess weiter bei 50° C ein Konstantbleiben auf ein Minimum von 0.1 ccm. pro Stunde.

Hieraus konnte abgeleitet werden, dass die CO_2-Abgabe vollständig aufgehört hatte. Durch Luftzutritt stieg aber die CO_2-Produktion nach Verlauf von 4 Stunden auf 7.6 ccm. Daraus folgt, dass eine Temperatur von 55° C. nicht direkt tödlich wirkte auf unsere Bakterien. In B. fand sogleich Bakterienentwicklung statt, nachdem die Temperatur auf

50° C. zurückgebracht worden war. Die Bakterienatmung stieg in drei Stunden von 4.6 auf 21.5 ccm. In Wasserstoff gebracht, sank jedoch dieser Prozess innerhalb vier Stunden von 22.4 ccm auf 1.8 ccm,

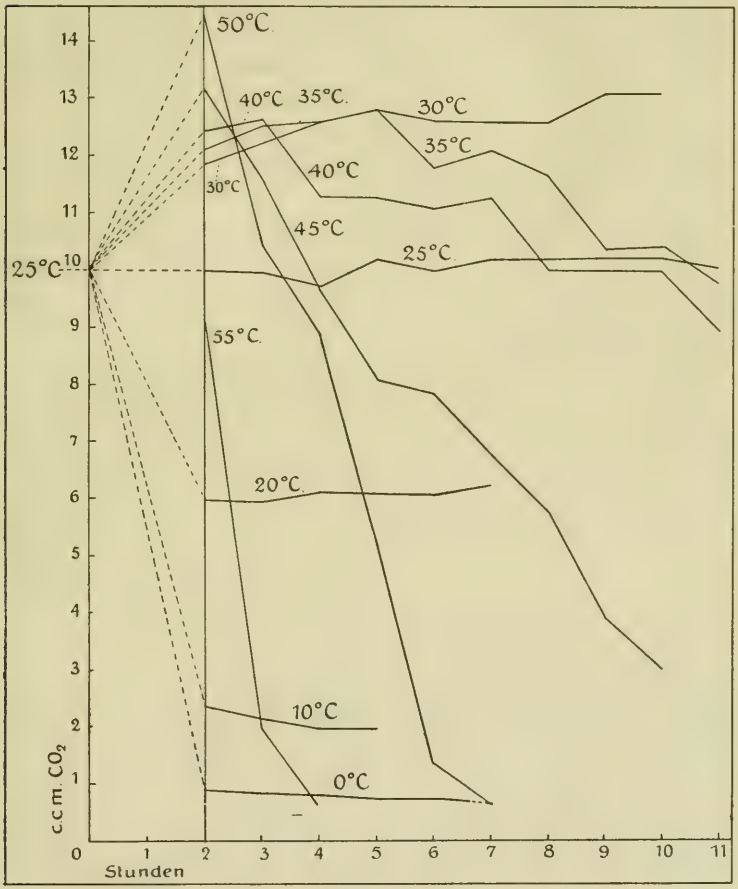


Fig. 21.

Figur 21 stellt den Verlauf des anaeroben Prozesses bei den obigen Temperaturen dar. Benutzt wurden Tabellen XXXIX, XL, XLI, XLII, XLIII, XLIV, XLV, XLVII,

XLVIII, L und LI. Der Anfangswert von 25° C. ist auf 10 gesetzt, wonach die anderen Werte umgerechnet sind.

Vergleichen wir den Linienverlauf für die anaerobe CO_2-Abgabe bei 30°, 35° und 40° C. in den Figuren 20 und 21, so erblicken wir denselben Unterschied wie in den Figuren 16 und 17 für die normale Atmung. Man würde also meinen, dass auch hier der Schluss gezogen werden darf: je älter die Objekte, um so stärker der Einfluss höherer Temperaturen.

Auch die nachstehenden Versuche konnten zum Beweis einer derartigen Folgerung dienen.

Bei diesen Versuchen wurde ausgegangen von trocknen Samen, die zunächst im Apparat auf die Versuchstemperatur gebracht wurden und dann Wasser von der gleichen Temperatur erhielten.

Die trocknen Samen auf trockner Watte wurden in den Apparat gebracht und blieben bei der angesetzten Temperatur im Wasserstoffstrom bis zum folgenden Morgen. Die Wasserversorgung der trocknen Erbsen im Atmungsgefäss geschah in folgender Weise:

Zwischen dem Atmungsgefäss a (Fig. 9) und dem elektrischen Lämpchen e wurde eine Waschflasche (Inhalt 500 ccm.) eingeschaltet. Sie wurde mit ca. 300 ccm. ausgekochtem Wasser gefüllt. Während der ganzen Nacht (11 Stunden) ging der Wasserstoffstrom hierdurch, woraus man mit aller Sicherheit schliessen darf, dass das Wasser keinen O_2 mehr abgeben konnte. Die Waschflasche wurde vor Versuchsbeginn auf die Temperatur des Thermostaten gebracht. Durch Hochheben und Umkehren dieser Waschflasche war es möglich langsam Wasser ins Atmungsgefäss fliessen zu lassen. So erhielten die trocken Samen im Wasserstoffstrom, ohne Luftzutritt, sauerstofffreies Wasser. Der Wasserstoff enthielt natürlich Wasserdampf. Bei *Pisum sativum* ist jedoch feuchte Luft nicht hinreichend, um den Keimungsprozess anzuregen, jedenfalls nicht die Atmung,

was aus dem Klarbleiben des Barytwassers zu ersehen war.

Bei Samen, die aber in feuchter Luft zu keimen beginnen, muss der Wasserstoff zuvor getrocknet werden, was keine unüberwindlichen Schwierigkeiten machen wird, um doch diese Wasserversorgungsmethode zu gebrauchen.

Der Vorteil des Arbeitens mit trocknen Samen in der obigen Weise ist beim Studium des Temperatureinflusses auf die Atmung sehr gross.

Bei diesen trocknen Samen, die hohe Temperaturen ungestört ertragen können und hierbei so zu sagen keine CO_2-Bildung aufweisen, ist natürlich eine Beschädigung des Atmungsprozesses in der Vorerwärmungsperiode, kaum zu erwarten. Der Einsatz der Atmung beginnt dann bei hohen Temperaturen, und die Gesamtkohlensäureproduktion kann aufgefangen werden. Diese Methode gestattet die Intensität, welche der Atmungsprozess bei höheren Temperaturen zeigt, in der Zeit von 0 bis zum Ende des ersten Stunde festzustellen. Dies ist nicht möglich, wenn man von gequollenen Samen oder älteren Keimlingen ausgeht, weil schon während der Vorerwärmung ein schädlicher Einfluss wirkt.

Für dergleiche Versuche sind jedoch *Pisumsamen*, wegen ihrer Grösse ziemlich unbrauchbar. Hierbei begegnet man nämlich der Schwierigkeit, dass die Samen eine längere Zeit brauchen, ehe sie mit Wasser gesättigt sind. In dem Masse, in welchem das Wasser ins Innere der Samen vordringt, wird die Zahl der Zellen, die an der Atmung teilnehmen, auch grösser. Die erste Steigung der CO_2-Abgabe, welche man wahrnimmt, ist also nicht die ausschliessliche Folge des Temperatureinflusses, sondern wird auch von der Grösse der atmenden Masse diktiert. Trotz dieser Beschwerde haben die Ergebnisse dieser Methode dennoch brauchbare Resultate geliefert.

Tabelle LII gibt die Resultate mit dieser Methode bei 40° C. an.

TABELLE LII.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.	Bemerkungen.
Aug. 19/20.	8 Nachm.—8 Vorm.	12.	40.0° C,	nihil.	Trocken.
„ 20.	8—9	1.	„	0.7	Wasser von 40° C. hinzugefügt.
	9—10	1.	„	3.	
	10—11	1.	„	5.	
	11—12	1.	„	6.8	
	12—1 Nachm.	1.	„	6.6	
	1—2	1.	„	6.9	
	2—3	1.	„	6.7	
	3—4	1.	„	6.7	
	4—5	1.	„	6.7	
	5—6	1.	„	6.9	
	6—7	1.	„	6.9	
	7—8	1.	„	6.9	
	8—9	1.	„	6.9	
	9—10	1.	„	7.6	
„ 20/21.	10 Nachm.—8 Vorm.	10.	„	78.6 d.i. pro Std. 7.8	
„ 21.	8—9	1.	„	7.8	
	9—10	1.	„	7.8	
	10—11	1.	„	7.2	
	11—12	1.	„	7.2	
	12—1 Nachm.	1.	„	7.2	
	1—2	1.	„	6.6	
	2—3	1.	„	6.6	
	3—4	1.	„	6.6	
	4—5	1.	„	6.9	
	5—6	1.	„	7.2	
	6—7	1.	„	7.2	
	7—8	1.	„	7.8	
	8—9	1.	„	7.2	
„ 21/22.	9 Nachm.—8 Vorm.	11.	„	86.5 d.i. pro Std. 7.8	
„ 22.	8—9	1.	„	7.8	
	9—10	1.	„	7.8	
	10—11	1.	50.0° C.	6.6	
	11—12	1.	„	2.	
	12—1	1.	„	0.1	

Nach vier Stunden erreichte bei dieser Temperatur die CO_2-Abgabe eine Intensität, die sich in den folgenden 46 Stunden nicht nennenswert änderte. Danach wurde die Temperatur auf 50° C. gebracht.

Nach drei Stunden war der Prozess abgelaufen. (Es sei hier daran erinnert, dass Bakterienatmung ausgeschlossen war).

Bedenken wir, dass eine Temperatur von 40° C. keine günstige für die Objekte ist, und dass ebenfalls die O_2-Abwesenheit auf die Dauer einen schädlichen Einfluss ausübt, so kann dieses Konstantbleiben nur dadurch erklärt werden, dass man annimmt, dass hier auch andere Faktoren zugegen sind, welche der schädigenden Wirkung die Wage halten oder sie sogar überwinden. Wenn also die schädigenden Faktoren nicht zugegen wären, so würde die anaerobe CO_2-Abgabe bei 40° C. einen steigenden Verlauf aufweisen.

Um zu untersuchen, in wie weit die Zunahme des Wassergehaltes die Ursache des Steigens im Versuchsbeginn war, wurde die Wasseraufnahme von *Pisumsamen* bei 40° C. festgestellt. Das Resultat gibt Tabelle LIII.

TABELLE LIII.

Wasseraufnahme bei 40° C.

50 Erbsen-	Trockengewicht					22.5	gr.
Gewicht nach	einer	Stunde	der	Wasseraufnahme		25.	,,
,,	,,	zwei	,,	,,	,,	31.	,,
,,	,,	drei	,,	,,	,,	34.	,,
,,	,,	vier	,,	,,	,,	36.1	,,
,,	,,	fünf	,,	,,	,,	38.8	,,
,,	,,	sechs	,,	,,	,,	40.	,,
,,	,,	sieben	,,	,,	,,	40.7	,,
,,	,,	acht	,,	,,	,,	41.7	,,
,,	,,	neun	,,	,,	,,	42.	,,
,,	,,	zehn	,,	,,	,,	42.2	,,
,,	,,	elf	,,	,,	,,	42.2	,,

Hieraus ist zu ersehen, dass nach 10 Stunden die Wasseraufnahme als beendet angesehen werden kann.

In Tabelle LII dagegen erkennt man, dass schon nach vier Stunden der anaerobe Atmungsprozess ein Konstantbleiben aufweist, welches 46 Stunden wahrgenommen wurde.

Also fällt die maximale anaerobe Atmung nicht zusammen mit einer vollendeten Wasseraufnahme.

Aus Tabelle LIII ist zu ersehen, dass der Wassergehalt nach 4 Stunden ca. 70 % beträgt.

Auch die Versuche in den Tabellen LIV und LV für 45° resp. 50° C. liessen einen ganz anderen Verlauf erkennen, als solche mit älteren Keimlingen, die eine Vorperiode in Luft gehabt hatten.

TABELLE LIV.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.	Bemerkungen.
Aug. 22/23.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	45.0° C.	nihil	Trocken.
„ 23.	8— 9	1.	„	1.	Wasser von 45° C. hinzugefügt.
	9—10	1.	„	2.4	
	10—11	1.	„	4.2	
	11—12	1.	„	5.4	
	12— 1 Nachm.	1.	„	6.	
	1— 2	1.	„	6.4	
	2— 3	1.	„	7.2	
	3— 4	1.	„	6.9	
	4— 5	1.	„	7.2	
	5— 6	1.	„	7.2	
	6— 7	1.	„	7.2	
	7— 8	1.	„	7.2	
	8— 9	1.	„	7.2	
„ 23/24.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	„	80.3 d.i. pro St. 7.3	
„ 24.	8— 9	1.	„	7.2	
	9—10	1.	„	7.6	
	10—11	1.	„	7.5	
	11—12	1.	„	7.5	
	12— 1 Nachm.	1.	„	7.2	
	1— 2	1.	„	6.6	
	2— 3	1.	„	6.0	
	3— 4	1.	„	5.1	
	4— 5	1.	„	4.8	
	5— 6	1.	„	4.2	
	6— 7	1.	„	3.7	
	7 Nachm.— 8 Vorm.	13.	„	—	
„ 24/25.	8— 9	1.	„	1.2	
„ 25.	9—10	1.	„	0.8	

TABELLE LV.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.	Bemerkungen.
Aug. 25/26.	9 Nachm.— 8 Vorm.	11.	50.0° C.	nihil.	Trocken.
„ 26.	8— 9	1.	„	1.4	Wasser von 50° C. hinzugefügt.
	9—10	1,	„	3.	
	10—11	1.	„	4.2	
	11—12	1.	„	5.4	
	12— 1 Nachm.	1.	„	6.	
	1— 2	1.	„	6.	
	2— 3	1.	„	6.	
	3— 4	1.	„	4.5	
	4— 5	1.	„	4.2	
	5— 6	1.	„	3.8	
	6— 7	1.	„	2.7	
	7— 8	1.	„	2.	
	8— 9	1.	„	1.	

Bei 45° C. stieg der Prozess bis zur siebenten Stunde, blieb danach 21 Stunden ziemlich konstant, um dann zu sinken und in der 50sten Stunde gleich 0 zu werden.

Bei 50° C. war der Verlauf noch kürzer. Nach der Steigung trat nur einige Stunden ein Konstantbleiben auf, und der Prozess erreichte nach 13 Stunden ein Minimum.

Fig. 22 ist eine graphische Darstellung der Tabellen LII, LIV und LV.

Vergleichen wir nun den Temperatureinfluss auf den Verlauf des anaeroben Prozesses bei Keimlingen verschiedenen Alters, so sehen wir z. B. bei 40° C. einen sehr grossen Unterschied.

Hat von der Wasseraufnahme an der Prozess im Wasserstoffstrom statt, so finden wir danach bei dieser

Temperatur 46 Stunden lang ein Konstantbleiben, was eigentlich ein Steigen des anaeroben Prozesses bedeutet (Fig. 22).

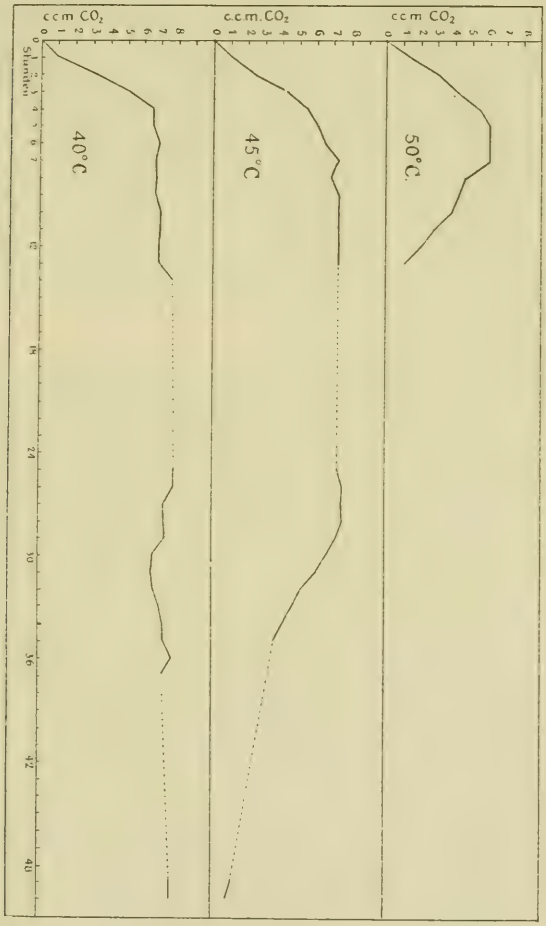


Fig. 22.

Bei Pflanzen die zuerst neun Stunden in der Luft keimten ist dieses Steigen auch noch festzustellen. (Fig. 21).

Aber bei Pflanzen mit einer Vorperiode von 60 Stunden

in Luft ist die Steigung nicht mehr zu beobachten. (Fig. 20).

Der Verlauf des anaeroben Prozesses schein also von der Länge der Vorperiode, welche die Pflanzen in Luft verbracht haben, abhängig zu sein.

Es wäre möglich anzunehmen, dass je weiter die Keimlinge entwickelt sind, um so mehr Oxydase gebildet worden ist und dass, wie Palladin [1]) meint, die Oxydasen die Carbonasen angreifen können. Wenn dies wirklich der Fall wäre, so könnte damit eine Erklärung gefunden werden für den verschiedenen Verlauf der anaeroben CO_2-Abgabe der ungleich alten Objekte bei derselben hohen Temperatur.

Allgemein ist man der Meinung, dass sowohl bei der normalen als der anaeroben Atmung mehrere Enzyme tätig sind.

Um nun zu sehen, ob das anaerobe Enzym schon in den trocknen Samen vorhanden ist und zugleich zu untersuchen, ob dieses Enzym völlig identisch ist mit der Zymase der Hefegärung, wurde folgender Versuch angesetzt:

Eine gewisse Menge trockner Erbsen wurde sehr fein pulverisiert. Hiervon wurde 30 gr. (d.i. das Gewicht von ca. 7·5 Samen) auf 45° C vorerwärmt und danach schnell mit Wasser von 45° C vermengt. Diese gut durchknetete Masse wurde nun auf feuchter Watte in den auf 45° C. erwärmten Apparat gebracht. Dann wurde eine Stunde gewartet.

Gleichzeitig wurde ein Kontrollversuch angestellt, wobei 30 gr. Erbsenpulver mit vielem Wasser in eine Waschflasche (als Atmungsgefäss) gebracht wurde. Es könnte nämlich möglich sein, dass der Gasaustritt aus dem dicken Brei erschwert würde.

In der Waschflasche wurde durch die Wasserstoffblasen

---

[1]) Palladin, l. c.

fortwährend alles durcheinander gerührt, sodass hier diese Möglichkeit nicht existierte.

Das Resultat dieses Versuchs war gegen alle Erwartungen.

TABELLE LVI.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm CO_2 ausgeschieden.	
				1.	2. Kontrollversuch.
Aug. 27.	9—10 Vorm.	1.	45.0° C.	—	—
	10—11	1.	„	2.3	1.6
	11—12	1.	„	1.8	0.4
	12— 1 Nachm.	1.	„	1.5	0.2
	1— 2	1.	„	0.6	0.2
	2— 3	1.	„	0.2	0.1

Nach einigen Stunden war so gut wie keine CO_2-Abgabe mehr festzustellen. (Tabelle LVI).

Hieraus ersehen wir, dass die anaerobe CO_2-Abgabe bei Pisum sativum entweder an der Struktur des Keimlings oder an der des Plasmas gebunden ist.

Schon Palladin[1]) wies auf die Beziehung zwischen Plasmastruktur und Atmungsprozess hin und gab für das Arbeiten mit abgetötetem Material eine Gefriermethode an, wodurch die Enzyme nicht getötet werden, wohl aber das Plasma, jedoch ohne seine Struktur zu verlieren.

Für *Pisum sativum* waren auch Godlewski und Polzeniusz[2]) zum Schluss gekommen, dass bei Zerstörung der Zellstruktur der anaerobe Prozess schnell aufhört. Zu ihren Untersuchungen wurden Erbsen benutzt, die bereits sieben Tage unter Wasser im luftleeren Raum gelegen hatten. Nachdem diese Samen in einer Porzellanreibeschale zerrieben waren und wieder mit Wasser in den Apparat

[1]) Palladin. W. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 47. 1906. S. 407.

[2]) Godlewski und Polzeniusz, l. c.

gestellt wurden, trat eine nahezu vollständige Sistierung der CO_2-Abgabe auf.

Da Godlewski und Polzeniusz den anaeroben Prozess bei *Pisum sativum* vollkommen der *alkoholischen Hefegärung* gleichstellen und auch bei Pisum ein gleiches Enzym, nämlich die *Zymase* annehmen, mussten sie, da sie diese nicht anzeigen konnten, nach einer Erklärung ihres negativen Resultats suchen. Sie meinten dann auch, dass „irgendwelche Hindernisse" hier dem Nachweis der Zymase im Wege stünden und knüpften daran nog einige Vermutungen.

M. E. bestehen mehrere Möglichkeiten zur Erklärung der Ergebnisse mit den gemahlenen trocknen Erbsen:

1. Entweder ist das Enzym tatsächlich identisch mit der Zymase der Hefegärung, aber es ist in der trocknen Erbse nur in Spuren vorhanden. Es sollte dann erst bei der Wasseraufnahme durch die Tätigkeit des intakten Plasmas gebildet werden, oder

2. Die Zymase ist vorhanden, aber, wie Godlewski und Polzeniusz auch angaben, würden „durch das Zerreiben der Pflanzenmassa irgenwelche Substanzen aus gewissen Zellen freigemacht", welche wie ein Antienzym wirken, oder

3. Das Enzym, dass bei *Pisum sativum* die anaerobe CO_2-Entwicklung gibt, ist nicht dasselbe als die Zymase der Hefegärung.

Vergleichen wir den Temperatureinfluss auf die O_2-Aufnahme und CO_2-Abgabe bei der normalen Atmung, so sehen wir, dass beide Prozesse im gleichen Sinne beeinflusst werden.

Die Voraussetzung in der zweiten Hypothese von Kuyper, nämlich dass durch höhere Temperaturen der eine Prozess stärker beeinflusst würde als der andere, konnte, wie schon Seite 206 gesagt, nicht bestätigt werden.

Eine andere Vermutung in dieser zweiten Hypothese ist, dass vielleicht die Schwankungen dadurch zu erklären

sind, dass man mit Palladin annimmt, dass die Oxydasen die Carbonasen angreifen können.

Die von uns erhaltenen Ergebnisse weisen darauf hin, dass wahrscheinlich die Vorperiode in Luft auf die anaerobe CO_2-Abgabe einen Einfluss ausübt. Aber um etwas Ähnliches auch bei der aeroben Atmung anzunehmen, muss erst bewiesen werden, dass das Enzym der anaeroben CO_2-Abgabe ebenfalls bei der normalen Atmung vorhanden ist. Hierauf geben unsere Versuche keine Antwort.

Wenn wirklich die im normalen Atmungsverlauf auftretenden Schwankungen verursacht werden durch einen Kampf zwischen Oxydasen und Carbonasen, so bleibt noch unerklärlich:

1. dass beim Prozess der O_2-Aufnahme dieselben Schwankungen vorkommen und

2. dass auch die anaerobe CO_2-Abgabe sie ebenfalls aufweist.

c. *Der Quotient* $\frac{I}{N}$.

Über den Quotienten $\frac{I}{N}$ ist zu bemerken, dass in allen Untersuchungen (Tabellen XXXIX bis LI) die CO_2-Abgabe in Luft kleiner war als in Wasserstoff. Für dieses Stadium (21 Stunden alt) wäre dieser Quotient grösser als 1, während, wie schon früher berichtet, dieser Quotient für 4 Tage alte Keimlinge kleiner als 1 sein würde. (Tabellen XXXVI, XXXVII und XXXVIII).

Schon Pfeffer [1]) hat es als wahrscheinlich hingestellt, dass das Verhältnis $\frac{I}{N}$ für verschiedene Entwicklungsstadien derselben Objekte eine Änderung erfahren würde. Stich [2]) zeigte dies für *Helianthus* und *Triticumkeimlinge*.

[1]) Pfeffer. W. Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen. Bd. 1, 1885. S. 657.

[2]) Stich. C. Flora. Jahrgang 74. 1891. S. 1.

Auch Chudiakow[1]) fand für *Pisum* verschiedene Werte des Quotienten je nach dem Keimungsstadium. So berichtet er bei einer Temperatur von 20° C. für gequollene Samen, dass $\frac{I}{N}$ $=0{,}763$.

Für Keimlinge mit einer Wurzellänge von 5-15 mm. $=0{,}864$ und
„ „ „ „ „ „ 3- 4 cm. $=0{,}936$.

Man würde hieraus den Eindruck erhalten, als ob dieser Quotient mit dem Älterwerden der Keimlinge stiege, während aus unseren Versuchen genau das Umgekehrte hervorgeht.

Chudiakow arbeitete nach der Methode von Pfeffer (siehe Seite 161). Mit einem ähnlichen Apparat wurden später auch Atmungsversuche von Fräulein N. Junitzky [2]) genommen. Ihre Ergebnisse mit *Pisumkeimlingen* stimmen mit den unsrigen besser überein.

Bei einer Temperatur von 17°—18° C. fand sie für Keimlinge die 24 Stunden alt waren: $\frac{I}{N} = 1.28$

die zwei Tage alt waren: $\frac{I}{N} = 1{,}00$

„ drei „ „ „ $\frac{I}{N} = 0.92$

„ vier „ „ „ $\frac{I}{N} = 0.97$ u. s. w.,

also ein deutliches Kleinerwerden mit steigendem Alter.

Versuche über die Änderungen des Quotienten $\frac{I}{N}$ bei verschiedenen Temperaturen sind viel schwieriger zu nehmen. Man muss hierzu eigentlich dieselben Objekte gebrauchen, was bei höheren Temperaturen gar nicht möglich ist. Bei den niederen Temperaturen sollte man damit Rechnung

[1]) Chudiakow, l. c.

[2]) Junitzky. W. Revue gén. de botan. Bd. 19, 1907. S. 208.

halten, dass der Verlauf der CO_2-Abgabe bei normaler und anaerober Atmung sich während der Versuche unabhängig von der Temperatur ändern kann. So haben wir bei der aeroben Atmung eine grosse Periode der Atmung und normale Weiterentwicklung, während beim anaeroben Prozess das Wachstum bald eingestellt wird, und der Verlauf der CO_2-Abgabe wahrscheinlich von der Vorperiode in Luft abhängig ist.

Man darf also die ausgeschiedenen CO_2-Mengen der normalen Atmung nicht ohne weiteres mit denen der anaeroben Atmung vergleichen.

Nimmt man für die Untersuchungen jedesmal neue Objekte, so gibt eine gleiche Vorbehandlung und eine augenscheinliche Entwicklungsübereinstimmung keine Sicherheit, dass man es mit gleichartigem Material zu tun hat.

Auch eine gleichgrosse Anfangsgeschwindigkeit des Atmungsprozesses gibt keine Garantie für die Gleichwertigkeit des Materials. Das sieht man z. B. deutlich in Tabellen XLVI und XLVII. In A. (Tabelle XLVI) ist die Anfangsintensität 10.8 ccm. Nach einer Stunde bei 40° C. beträgt die CO_2-Abgabe 13.5 ccm. In Tabelle XLVII finden wir in A. dieselbe Anfangsintensität (10,8), nach einer Stunde aber bei 40° C. ist die ausgeschiedene CO_2-Menge 16 ccm.

Die Schwierigkeiten, um zwei gleichwertige Portionen des Versuchsmaterials zu wählen, macht es beinahe unmöglich, etwas Genaues über den Temperatureinfluss auf den Quotienten $\frac{I}{N}$ aussagen zu können. Deswegen werden hierüber keine Betrachtungen angestellt.

Zusammenfassung und Schluss.

A. Methodisches.

1. Zur gleichzeitigen Bestimmung des aufgenommenen O_2 und der ausgeschiedenen CO_2 bei der Atmung wurde ein Apparat konstruiert unter Benutzung eines geschlossenen Systems mit Zirkulation der eingesperrten Luft.

2. Für die Messung des aufgenommenen O_2 wurde eine neue Methode ausgearbeitet, welche die folgenden Vorteile und Vereinfachung darbietet:

a. das Auftreten von Druck- und Sauerstoffgehaltsverminderung im Apparat wird auf ein Minimum reduziert,

b. an Stelle des verbrauchten O_2 tritt sofort, ohne erst ein Sperrventil zu passieren, reiner O_2, was zu kontrollieren ist,

c. eine Sauerstoffbombe oder ein anderes Reservoir braucht man nicht mehr.

3. Es stellte sich heraus, dass im Atmungsgefäss für eine ausreichende Ventilation gesorgt werden muss.

4. Die volumetrische Bestimmung des ausgeschiedenen CO_2 ergab sich als weniger geeignet für das Studium der anaeroben Atmung, weil mit dieser Methode unkontrollierbare Fehler gemacht werden können.

5. Bei den anaeroben Versuchen wurde deswegen mit einem Apparat nach dem Pfefferschen System gearbeitet. In mancher Hinsicht musste aber von der Pfefferschen Methode abgewichen werden.

Ein konstanter Gasstrom durch den Apparat war leicht zu erreichen mittels einer einfachen Vorrichtung, die an den Hahn der Wasserleitung angebracht wurde.

Im Atmungsgefäss war durch Ventilation jede CO_2-Anhäufung ausgeschlossen. Unten am Kippschen Apparat wurde ein Glashahn angebracht, wodurch die Salzsäure zu erneuern war, ohne dass Luft zutrat.

6. Bei den anaeroben Versuchen im Wasserstoffstrom konnte genau gezeigt werden, dass dieses Gas physiologisch O_2-frei war.

7. Der durch Elektrolyse einer NaOH-Lösung erhaltene Wasserstoff war nicht O_2-frei.

8. Auch musste vom Benutzen einer Stickstoffbombe abgesehen werden, da dieses Gas aus den käuflichen Bomben nicht schnell genug O_2-frei gemacht werden konnte.

9. Ein schädlicher Einfluss des Wasserstoffes konnte nicht nachgewiesen werden.

10. Es zeigte sich, dass ein Quellen der Samen in Wasser während vierundzwanzig Stunden, für *Pisum sativum* nicht zu empfehlen ist. Die Quellungsperiode wurde daher auf höchstens 12 Stunden festgesetzt.

11. Die Keimlinge kamen abends in den Apparat. Dieser wirkte dann bei einer nicht schädlichen Temperatur ventilierend bis zum folgenden Morgen. Die Objekte unterlagen also längere Zeit dem Einfluss der ganz neuen Umstände. Diese Methode gibt obendrein ein grosses Zeitersparnis.

12. Statt Wasserbehälter ins Atmungsgefäss zu stellen, wurden die Samen oder Keimlinge auf feuchte Watte gelegt. Hierdurch waren für die Wasserversorgung der Objekte bessere Bedingungen gegeben.

13. Das Sterilisieren der Samen mit einer $1^0/_{00}$ Sublimatlösung wirkte längere Zeit schädlich auf die Atmung.

14. Der Fehler, den man macht, wenn das Material nicht frei von Bakterien ist, konnte, was die CO_2-Abgabe anbetrifft, einigermassen geschätzt werden.

B. Experimentelles.

a. *Normale Atmung.*

1. Während der Keimung von *Pisum sativum* zeigte die Atmung bei 20° und 25° C. ein Steigen bis zu einem Maximum. Danach traten Schwankungen auf, und die Atmungsintensität verminderte sich allmählich. Die CO_2-Abgabe und O_2-Aufnahme zeigen also während des Keimens beide eine Neigung zum Steigen. Diese Tendenz kann man in Anschluss an A. Mayer, „grosse Periode der Atmung" nennen.

2. Der Rückgang des Atmungsprozesses nach dem Erreichen eines Maximums rührt vielleicht vom längeren Verbleiben im Atmungsgefäss her. Es wäre zu untersuchen, ob nicht Mangel an Mineralnährsalzen hierbei eine Rolle spielt. Wenn man also bei der Keimung von einer „grossen Periode der Atmung" reden will, so ist es vorläufig besser darunter nur das Steigen bis zu einem Maximum zu verstehen.

3. Bei 25° C. war das Maximum der grossen Periode schon am dritten Tage erreicht, während bei 20° C. dies erst am vierten Tage der Fall war. Die Atmungsintensität bei 25° C. war in den ersten fünf Tagen eine grössere als bei 20° C.

Je höher also die Temperatur, umso grösser ist die Atmungsintensität und desto früher ist das Maximum der grossen Periode erreicht.

4. Während der Wasseraufnahme war die CO_2-Abgabe grösser als die O_2-Aufnahme. Der Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ ist daher beim Anfang der Keimung grösser als 1. Bei der weiteren Entwicklung sank der Wert des Quotienten $\frac{CO_2}{O_2}$ allmählich, blieb aber fortwährend etwas grösser als 1.

Entweder müssen die zu veratmenden Stoffe erst gespalten werden ehe der oxydierende Prozess eintreten kann, oder die Fähigkeit zur O_2-Aufnahme bildet sich erst mit der Wasseraufnahme.

5. Nach vollendeter Wasseraufnahme zeigten die Prozesse der O_2-Aufnahme und CO_2-Produktion bei 20° und 25° C. einen fast parallelen Verlauf. Nach dem Erreichen des Maximums traten in beiden Prozessen Schwankungen auf.

6. Bei den höheren Temperaturen konnte festgestellt werden, dass bis 45° C. die Prozesse der O_2-Aufnahme und CO_2-Abgabe im gleichen Sinne von der Temperatur beeinflusst wurden. Erst bei 50° und 55° C. waren Abweichungen zu bemerken.

7. Die Schwankungen in der CO_2-Abgabe können also nicht erklärt werden mit der zweiten Hypothese Kuypers, wobei vermutet wird, dass die Prozesse der O_2-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung ungleich von der Temperatur beeinflusst werden.

8. Die Ergebnisse Kuypers über den Temperatureinfluss auf die CO_2-Ausscheidung bei vier Tage alten Keimlingen von *Pisum sativum* konnten in unseren Versuchen bestätigt werden.

9. Kuyper meint, dass bei *Pisum sativum* schon bei 25° C. ein schädlicher Einfluss der Temperatur auftritt. Dieser konnte in unsern Versuchen nicht festgestellt werden.

Sowohl bei 20° als bei 25° C. entwickelten die Samen sich ganz normal und bei beiden Temperaturen ergaben sich nach dem Maximum der grossen Periode Schwankungen im Atmungsverlauf.

10. Es ist sehr schwierig diese Schwankungen zu erklären mit der ersten Hypothese Kuypers, wobei vorausgesetzt wurde, dass dieselben bei 25° C. durch verstärktes Wachstum einerseits und Schädigung durch die hohe Temperatur

andererseits, verursacht wurden. Denn in unsern Versuchen traten diese Schwankungen schon bei 20° C. auf, einer Temperatur, welche man für Pisum sativum keine schädliche nennen kann.

11. Noch mehr sprechen die Ergebnisse bei höheren Temperaturen gegen diese Hypothese. So ergaben bei 30° C. 21 Stunden alte Keimlinge einen steigenden Atmungsverlauf. Bei vier Tage alten Objekten dagegen zeigte bei derselben Temperatur die Atmung ein Fallen mit Schwankungen. In beiden Fällen war das Wachstum ein starkes.

Man musste also annehmen, dass im ersten Falle die Temperatur günstig wirkte, im zweiten aber schädlich. Diese Annahme ist selbstverständlich ganz willkürlich. Vielmehr liegt es auf der Hand diesen Unterschied im Atmungsverlauf bei einer gleichhohen Temperatur in Beziehung mit dem Faktor "grosse Periode" zu bringen. Je jünger die Objekte, desto stärker tritt der Einfluss dieser steigenden Tendenz hervor. Sie kann einer schädlichen Wirkung die Wage halten, oder diese sogar während längerer Zeit überwinden.

Die folgende Übersicht gibt einen Vergleich des Atmungsverlaufs bei Temperaturen von 0°—55° C. für Keimlinge in verschiedenen Stadien der „grossen Periode der Atmung":

Temp.	Keimlinge 4 Tage alt.	Keimlinge 21 St. alt.	Keimlinge 4—5 St. alt.
0.° C.	konstant	konstant	—
10.° „	konstant	konstant	—
20.° „	schwankend	steigend	—
25.° „	schwankend	steigend	—
30.° „	schwankend	steigend	—
35.° „	Schwankend u. Sinkend	steigend danach sinkend	—
40.° „	langsam sinkend	erst konstant, dann sinkend	langsam sinkend
45.° „	schnell sinkend	schnell sinkend	—
50.° „	schnell sinkend	schnell sinkend	langsam sinkend
55.° „	schnell sinkend	schnell sinkend	—

12. Man muss also bei allen Atmungsversuchen mit keimenden Samen erst feststellen, in welcher Phase der „grossen Periode" die Keimlinge sich befinden,

13. Das Vernachlässigen des Faktors „grosse Periode" kann beim Studium der Keimungsatmung zu falschen Folgerungen führen.

So können die Versuche Kuypers mit Arachiskeimpflanzen nicht ohne weiteres gebraucht werden, um zu beweisen, dass diese Pflanze infolge ihrer tropischen Natur einer höheren Temperatur angepasst ist wie das nicht tropische *Pisum sativum.*

14. Auch die Versuche von Fräulein van Amstel mit Triticumkeimlingen haben einen beschränkten Wert, weil vom gebrauchten Material nicht festgestellt wurde, wie hier die grosse Periode der Atmung verläuft.

15. Erst bei hohen Temperaturen zeigte sich eine ungestörte Entwicklung der sich auf den Objekten befindenden Bakterien. Der Eintritt der Bakterienvorherrschaft bedeutet ein zu Grunde gehen der Keimlinge.

16. Von den in unseren Versuchen auftretenden Bakterien konnte nachgewiesen werden, dass sie streng aerob waren.

Die Atmung dieser Bakterien war bei 50° C. noch in optimalen Bedingungen, während eine Temperatur von 55° C. schädlich wirkte.

17. Ohne eine strenge Analyse des Atmungsprozesses ist die Blackmansche Theorie experimentell nicht zu beweisen.

Für die Erklärung der Enzymtätigkeit im Organismus ist die Hypothese Blackmans zu einfach aufgestellt.

18. In der Phase der grossen Periode der Atmung darf man auch bei nicht schädlichen Temperaturen den Zeitfaktor nicht vernachlässigen. Q_{10} ist für dieses Keimungsstadium nicht ohne weiteres aus den gefundenen Werten der Atmungsintensität zu berechnen.

B. Anaerobe Atmung.

1. Nach einem viertägigen Verweilen im Wasserstoffstrom bei einer Temperatur van 25° C. besassen die gequollenen Samen von *Pisum sativum* noch die Fähigkeit, sich später in Luft normal weiter zu entwickeln.

2. Im Wasserstoffstrom trat keine vollständige Keimung auf. Zwar brachen die Würzelchen nach der Wasseraufnahme durch die Samenhaut, aber von einem bestimmten Punkte an wurde das Wachstum völlig eingestellt.

3. Dass bei O_2-Abwesenheit das Wachstum nicht lange mehr fortdauert liegt wohl hauptsächlich im Mangel an der dazu erforderlichen Energie.

Der anaerobe Atmungsprozess entwickelt bei *Pisum sativum* ca. $\frac{1}{10}$ der Energie, welche bei der normalen Atmung freikommt.

4. Die Länge der Vorperiode, welche die Keimlinge in Luft verbracht haben, beeinflusst den Verlauf des anaeroben Prozesses.

Die folgende Übersicht zeigt dies deutlich:

Temp.	Keimlinge, die 60 Stunden in Luft keimten.	Keimlinge, die 9 St. in Wasser zur Quellung gelegen hatten.	Keimlinge, die von der Wasseraufnahme an im Wasserstoffstrom waren.
0.° C.	—	konstant	—
10.° „	—	konstant	—
20.° „	—	konstant	—
25.° „	—	konstant	—
30.° „	schwankend u. sinkend	steigend	—
35.° „	schwankend u. sinkend	steigend u. dann sinkend	—
40.° „	sinkend	konstant u. dann sinkend	konstant während mehr als 46 St.
45.° „	—	schnell sinkend	konstant während 21 St.
50.° „	—	schnell sinkend	konstant während 3 St.
55.° „	—	schnell sinkend	—

5. Das Konstantbleiben des anaeroben Prozesses bei Temperaturen von 40°, 45°, und 50° C., während längerer oder kürzerer Zeiten weist darauf hin, dass der Prozess hier eigentlich ein steigender ist. Infolge der schädlichen hohen Temperatur und der O_2-Abwesenheit musste die CO_2-Abgabe vom Anfang an sinken. Das Konstantbleiben wird also durch einen dritten Faktor hervorgerufen, welcher die anaerobe CO_2-Produktion steigert. Und dieser Faktor ist wahrscheinlich gebunden an der Länge der Vorperiode, welche die Keimlinge in Luft verbrachten.

Bei allen anaeroben Versuchen mit *Pisum sativum* muss hierauf Rücksicht genommen werden.

6. Wenn die Samen keine Vorperiode in Luft haben (wenn man also von trocknen Samen ausgeht), so ist selbstverständlich die Steigung in den ersten Stunden auch eine Folge der Wasseraufnahme. Bei 40° C. konnte festgestellt werden, dass die Wasseraufnahme nach 10 Stunden beendet ist. In den Atmungsversuchen zeigte sich aber, dass der anaerobe Prozess bei 40°, 45° und 50° C. schon nach der vierten oder fünften Stunde einen maximalen Wert erreicht hatte. Die Wasseraufnahme hatte also nach der fünften Stunde auf den Verlauf der CO_2-Abgabe keinen weiteren Einfluss gehabt. Hieraus konnte berechnet werden, dass es für ein vollständiges Auftreten des anaeroben Prozesses schon genügt, wenn die Samen 70% der maximalen Wassermenge aufgenommen haben.

7. In seiner zweiten Hypothese weist Kuyper darauf hin, dass vielleicht die Schwankungen im Verlauf der normalen Atmung erklärt werden können, durch die Annahme Palladins, dass die Oxydasen die Carbonasen angreifen können.

In unseren Versuchen zeigte sich, dass bei der anaeroben CO_2-Abgabe eine derartige Relation möglich ist. Dass etwas Ähnliches auch bei der aeroben Atmung der

Fall sein muss, geht hieraus nicht hervor, es sei denn, dass man zeigen könnte, dass derselbe Prozess der anaeroben CO_2-Abgabe auch bei der aeroben Atmung vorhanden ist. Und wenn dies der Fall wäre, und die Schwankungen der aeroben CO_2-Ausscheidung wirklich dadurch verursacht würden, so bliebe noch unerklärt, dass 1. die O_2-Aufnahme dieselben Schwankungen zeigt und 2. die anaerobe Atmung sie ebenfalls aufweist.

8. Die anaerobe CO_2-Abgabe ist entweder an der Struktur des Keimlings oder an der des Plasmas gebunden. Sobald man diese Struktur zerstört, hört die anaerobe CO_2-Bildung auf.

9. Während bei der aeroben Atmung eine grosse Periode der Atmung und normale Weiterentwicklung auftreten, wird beim anaeroben Prozess das Wachstum bald eingestellt, und ist der Verlauf der CO_2-Abgabe von der Vorperiode in Luft abhängig, Bei der Bestimmung des Quotienten $\frac{I}{N}$ darf man also die ausgeschiedenen CO_2-Mengen der anaeroben Atmung nicht ohne weiteres durch die der normalen Atmung dividieren.

Diese Arbeit wurde angefertigt im botanischen Laboratorium der Reichsuniversität Utrecht.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. F. A. F. C. Went, auch an dieser Stelle den geziemenden Dank aus zu sprechen, nicht nur für die Anregung zu dieser Arbeit, sondern auch für seine dauernde und wohlwollende Kritik.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch Herrn Dr. V. J. Koningsberger, Assistenten am hiesigen Institut, für seine Unterstützung aufrichtig danken.

INHALTSVERZEICHNIS.

Seite.

I. Einleitung und Fragestellung 107

II. Apparate 112
  A. Normale Atmung 112
    1. Allgemeines 112
    2. Beschreibung der Unterteile 119
  B. Anaerobe Atmung 131

III. Material und Vorbehandlung 139

IV. Übersicht der Literatur 150
  A. Normale Atmung 150
  B. Anaerobe Atmung 159

V. Experimenteller Teil 165
  A. Normale Atmung 165
    a. Der Atmungsverlauf während des Keimens 165
      1. Die CO_2-Abgabe und O_2-Aufnahme . 165
      2. Die Relation $\frac{CO_2}{O_2}$ 172
    b. Der Einfluss der Temperatur auf die Atmung 175
      1. Die CO_2-Abgabe und O_2-Aufnahme . 175
      2. Die Theorie von Blackman. . . . 206
      3. Die Relation $\frac{CO_2}{O_2}$ 209
      4. Der Temperaturkoeffizient Q_{10} 210

Seite.

B. Anaerobe Atmung 211

a. Der Verlauf der anaeroben Atmung bei einer nicht schädlichen Temperatur . . . 211

b. Der Einfluss der Temperatur auf die anaerobe Atmung 217

c. Der Quotient $\frac{I}{N}$ 243

VI. Zusammenfassung und Schluss 246

LICHTINTENSITÄT UND LICHTEMPFINDLICHKEIT.

von

V. J. KONINGSBERGER.

1. Einleitung.

In meiner früheren Abhandlung (*8*, S. 28) [1]), wurde die Theorie aufgestellt, dass die Lichtwachstumsreaktion in ihrer vollkommenen Gestalt nur von einer sehr grossen Lichtmenge verursacht werde. Im Experiment sollte sogar bei Dauerbelichtungen, die Lichtintensität immer als „begrenzender Faktor" im Sinne Blackmans (6) auftreten; d. h. die Grösse der von einer Dauerbelichtung bestimmter Intensität hervorgerufenen Wachstumsreaktion sollte von dieser Intensität bestimmt werden, sodass die Pflanze bei einer Intensitätserhöhung der Belichtung eine neue Reaktion erfahren sollte.

Die in der Praxis angewandten Lichtintensitäten reichten also nicht aus, um eine maximale Wachstumsreaktion auszulösen, oder, anders gesagt, um die „Lichtempfindlichkeit" ganz zu zerstören. Je geringer die bestrahlende Intensität wäre, um so mehr bliebe „Empfindlichkeit" erhalten. Eine Erhöhung der Lichtintensität würde demnach eine neue Lichtwachstumsreaktion auslösen, auch wenn die Pflanze sich schon an eine bestimmte Intensität angepasst hätte. Was die experimentellen Wachstumsmessungen anbetrifft,

[1]) Die zwischen Klammern stehenden Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis. (S. 312).

stützte diese Theorie sich nur auf die Angaben Vogts (*12*) und Sierps (*9*, *10*).

In seinen Betrachtungen über das Wesen der Reaktionszeit hat schon Arisz (*1*) sich für Krümmungserscheinungen in demselben Sinn ausgesprochen, was diejenigen Reizungen anbetrifft (l. c. S. 197), wobei „die zugeführte Energie „konstant, aber ihre Zusammensetzung wechselnd (die „Reizdauer also nicht konstant) ist. Hierüber bestehen bei „dem Phototropismus keine Data. Für Zentrifugalkraft „haben Bach und Frau Rutten-Pekelharing ge„funden, dass je nachdem die Intensität schwächer ist „und die Reizdauer zunimmt, die Reaktionszeit verlängert „wird. Die Intensität ist in diesem Falle wie ein "limiting „factor" für das Zustandekommen der Krümmung".

Die von mir gegebene Vorstellung ist nur eine Ausbreitung der obigen; die begrenzende Wirkung sollte sich für jede Intensität geltend machen und sich in erster Linie in der Wachstumsreaktion äussern.

Auch Bremekamp (*7*) und van de Sande Bakhuyzen (*2*) haben in ihren Theorien eine begrenzende Wirkung der Lichtintensität angenommen, ohne das Wort selbst zu nennen. Bremekamp (l. c. S. 150 u. 151, 155) sagt: „Bei einer langwährenden Beleuchtung erreicht die „Empfindlichkeit einen konstanten Wert, welcher um so „höher liegt, je schwächer die Intensität der Beleuchtung". In van de Sande Bakhuyzens Figur 6 (S. 76) „steigen „die Kurven (der Wachstumsverzögerung) um so steiler, „je höher die Lichtintensität".

Der Gedanke an eine „begrenzende" Wirkung der Lichtintensität war also nicht neu, aber bisjetzt noch nicht durch Versuche begründet worden. Die Prüfung der Theorie durch das Experiment war demnach das erste Ziel der vorliegenden Arbeit; ihre Begründung aber führte noch einen Schritt weiter ins Unbekannte.

Denn es erhob sich alsbald die Frage, wann die begren-

zende Wirkung auftritt. Die Tatsache, dass die Begrenzung nicht erst nach einiger Zeit auftritt, sondern von vornherein existiert, eröffnet vielleicht eine Möglichkeit etwas weiter in das Stimmungsproblem einzudringen.

2. Methode und Material.

Für die Methodik weise ich auf meine frühere Arbeit (*8*); es wurde an der Versuchsanordnung nichts Wesentliches geändert. Das Material stammte aus einer reinen Linie des Svalöver „Sieges" Hafers (Ernte 1921).

Die Beleuchtungen fanden statt mit einer — neuerdings von „Philips" A. G. in den Handel gebrachten — 100 HK. „Argenta"Lampe (75 W. 220 Volts). Die Glasbirne dieser Lampe wird aus reinweissem Milchglas hergestellt und ist rund (ohne Spitze). Sie strahlt ein hellweisses diffuses Licht aus und erwies sich, ihres homogenen Lichtes wegen, sehr geeignet für diese Zwecke. Die Reaktionen waren im allgemeinen regelmässiger als diejenigen, welche ich früher mit einer 50 HK. „Arga"Lampe erhielt.

Auch die Reaktionsart ist nicht die gleiche; die Argentalampe verursacht zwar dieselbe erste Wachstumsverzögerung als die Argalampe; der darauffolgende Reaktionsverlauf ist aber bei der ersteren stärker ausgeprägt.

Die Lampe war in einem Blechrohre (mit Oeffnung an der Vorderseite) eingeschlossen und an einer optischen Bank entlang verschiebbar, sodass man die Lichtintensität von 25 MK. (2 m) bis 400 MK. (0,50 m) regulieren konnte.

Ursprünglich hatte ich die Absicht monochromatisches Licht anzuwenden um unter möglichtst konstanten und elementaren Bedingungen zu arbeiten, musste aber leider darauf verzichten, weil mir keine Akkumulatoren ausreichender Kapazität für so lange anhaltende Belichtungen zur Verfügung standen.

Die Temperatur im Versuchszimmer war für sämmtliche Versuche 20° C.

3. Die Wachstumsreaktionen auf verschiedene Lichtintensitäten.

Um später die Wachstumsreaktionen bei verschiedenen aufeinanderfolgenden Lichtintensitäten beurteilen zu können, müssen wir zuerst die Reaktionen auf die einzelnen Intensitäten kennen lernen. Es ist hauptsächlich gearbeitet worden mit drei verschiedenen Intensitäten, d. s. 25,100 und 400 MK. Die Temperatur im Strahlenbündel, in der unmittelbaren Nähe der Pflanze gemessen, wird bei 25 MK. nicht merklich,

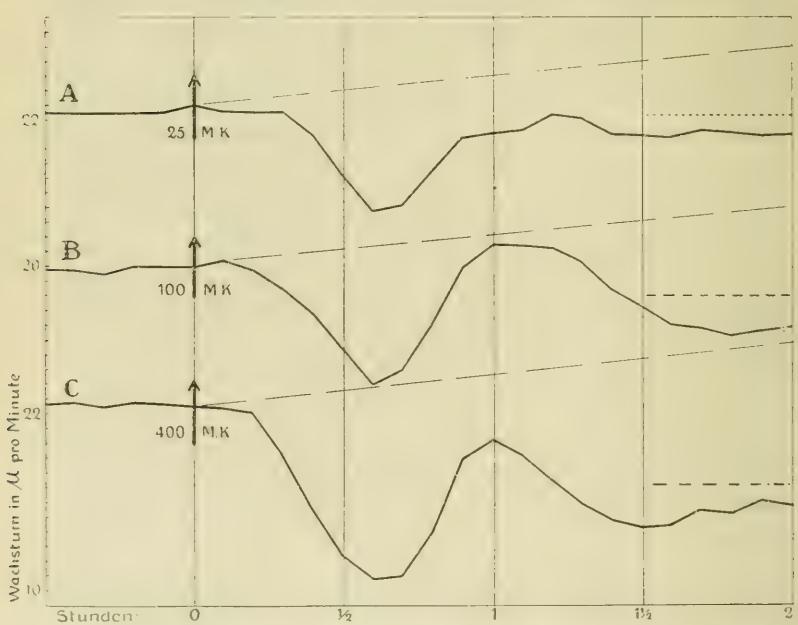


Fig. 1. Dauerbelichtung mit verschiedenen Intensitäten. A. 25 MK., B. 100 MK., C. 400 MK. Die gestrichelten, leise ansteigenden Linien geben die Korrektur des Dunkelwachstums auf die grosse Periode an. Für die Zeichen rechts sehe S. 262.

bei 100 MK. um 0,1° und bei 400 MK. um ungefähr 0,3° gesteigert.

Die Reaktionen auf Dauerbelichtung mit diesen Intensitäten sind in Tabellen I, II und III [1]) aufgezeichnet worden.

Die graphische Darstellung (Fig. 1) ist dem Mittelwert pro Minute entnommen worden. Der Mittelwert gibt nämlich m.E. besseres Vergleichungsmaterial als eine individuelle Reaktion, sogar wenn die Kurve nicht ganz denselben Verlauf hat. Denn die scharfen Umknickungen in der Wachstumskurve des Individuums, die sogenannten Blaauwschen (3-5) Kardinalpunkte, werden bei den Durchschnittswerten mehr oder weniger abgerundet. Es bleibt aber immer den individuellen Versuchen eine grosse Zufälligkeit anhaften, sodass man sie nicht für Standartwerte verwenden darf. Die Sache liegt anders in denjenigen Fällen, wo die Kardinalpunkte in den Kurven so dicht neben einander liegen, dass sie von geringen zeitlichen Unterschieden in den Versuchen bei der Aufzählung und Dividierung ganz verwischt würden. In solchen speziellen Fällen muss man wohl mit Einzelbeobachtungen arbeiten. Uebrigens sind diese zeitlichen Unterschiede in der Lage der Kardinalpunkte nicht erheblich, wie Tabelle IV zeigt.

TABELLE IV.

Die durchschnittliche Lage der Kardinalpunkte für verschiedene Lichtintensitäten.

Lichtintensität.	Reaktionszeit.	Erstes Wachstumsminimum nach:	Darauffolgende Beschleunigung nach:
25 MK. . .	18 Minuten.	36 Minuten.	72 Minuten.
100 „ . .	12 „	36 „	66 „
400 „ . .	12 „	36 „	60 „

[1]) Die Tabellen findet man am Schluss der Arbeit auf S. 284—311.

Man sieht, dass die Reaktionszeit die Tendenz hat, sich bei den höheren Intensitäten zu verkürzen; das erste Minimum liegt ziemlich fest, während das erste Maximum früher oder später auftritt, je nachdem die Intensität stärker oder schwächer ist.

Weniger leicht ist es, sich ein Urteil zu bilden über die Grösse der Reaktionen. Im Anfang habe ich alle Wachstumswerte in Prozente des Dunkelwachstums umgerechnet. Man erhält dann aber sehr unregelmässige Werte (vergl. Blaauw, *5*, S. 107). So gibt diese Berechnung z. B. in Tabelle I bei Vers. No. 232 ein Minimum von 45,45 %, bei Vers. No. 233 dagegen von 60 %, während das Wachstum bei No. *232* von 110 auf 50 und bei Nr. 233 von 150 auf 90 μ pro 6 Minuten (also in beiden Fällen 60 μ pro 6 Minuten) herabgesetzt wird.

Obwohl auch die in μ ausgedrückten Wachstumsunterschiede nicht immer völlig mit einander übereinstimmen, ergeben sich doch viel einheitlichere Werte als bei der Umrechnung in Prozente. Dieser Befund stimmt mit der früher mitgeteilten Tatsache überein, dass die Wachstumsgeschwindigkeit und die Lichtempfindlichkeit von einander unabhängig sind (*8*, S. 68 u. f.).

Schon aus den hier gegebenen Kurven (Fig. 1) lässt sich folgern, dass die pro Zeiteinheit zugeführte Lichtmenge, d. i. die Lichtintensität, nicht ohne Bedeutung ist. Je höher die Intensität, um so tiefer liegt das erste Minimum.

Um den Effekt einer Belichtung mit diesen Intensitäten später leichter beurteilen zu können, werden diese Kurven mit den in Figur 1 rechts angegebenen (punktierten, u.s.w.) Linien, welche Nichts mit der eigentlichen Figur zu tun haben, in alle spätere Figuren über die gefundenen, gezogenen Linien eingezeichnet. Sie sollen uns dann zeigen, wie die Reaktion bei einer etiolierten Pflanze ungefähr gewesen wäre. Ich werde sie im Folgenden „Idealkurven" nennen.

4. Vorbelichtungen während mehrerer Stunden.

Zuerst wurde eine Versuchsreihe gemacht, wobei nach Vorbelichtungen während 4 und mehr Stunden mit 25 MK. die Intensität auf 100 MK. erhöht wurde. Zwei Beispiele dieser Versuche sind in Tabelle V aufgezeichnet und graphisch in Figur 2 A dargestellt worden.

Es ist klar, dass die Reaktion auf 100 MK., nach einer so vollkommenen Anpassung an 25 MK., sich in keiner Hinsicht von derjenigen unterscheidet, welche die etiolierte Pflanze ausgeführt hätte.

Nunmehr wurde die Anpassungszeit an 25 MK. auf 3 Stunden zurückgebracht.

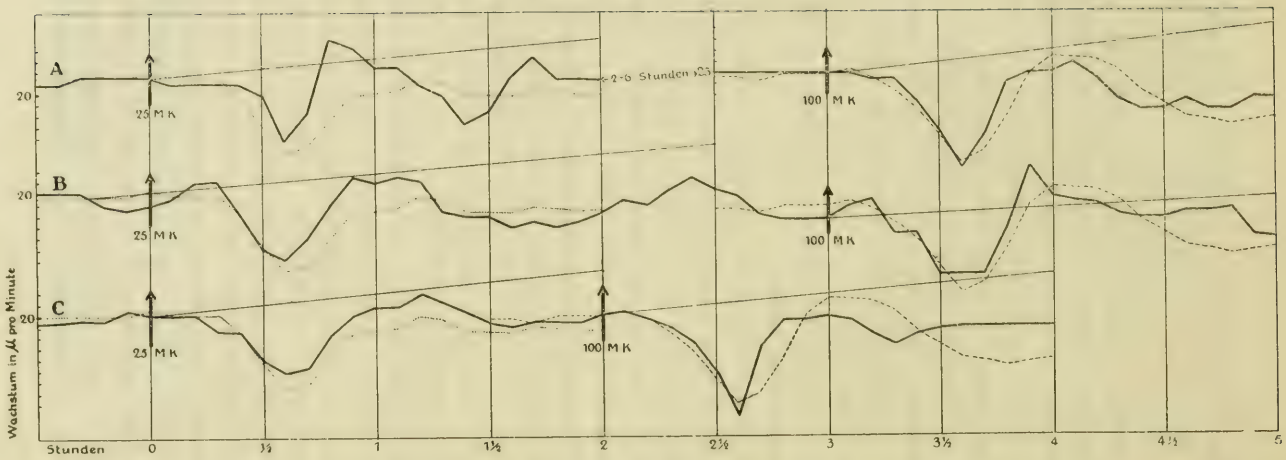
Wie die Tabelle VI und Figur 2 B angeben, stimmt auch jetzt die Reaktion auf die Intensitätserhöhung schön mit der „idealen" überein.

Wesentlich dasselbe gilt für eine Vorbelichtungszeit von nur 2 Stunden (Tabelle VII, Figur 2 C).

Dass auch andere Lichtintensitäten sich ähnlich verhalten, hat sich bei einigen Stichproben herausgestellt. Nach einer Vorbelichtung mit 100 MK. fand die Nachbelichtung jetzt mit 400 MK. statt und eine deutliche neue Reaktion spricht aus den Tabellen VIII und IX.

Wir haben früher (*8*, S. 68) gesehen, dass die Lichtempfindlichkeit, welche infolge einer Dauerbelichtung verloren gegangen war, sich nachher in der Finsternis wiederherstellt. Wenn die Theorie des „begrenzenden Faktors" zutrifft, muss sich demnach auch während einer Intensitätsverringerung die Empfindlichkeit für eine höhere Intensität wiederherstellen. Dass dieses tatsächlich der Fall ist, zeigt der Versuch, welcher in der Tabelle X wiedergegeben ist.

Aus den hier mitgeteilten Daten darf man ohne Weiteres den Schluss ziehen, **dass nach Dauerbelichtungen mit schwächeren Intensitäten die „Empfindlichkeit" für**



Figur 2.

Die Lichtwachstumsreaktionen auf 100 MK., nach einer Vorbelichtung mit 25 MK. Vorbelichtungszeit bei A 4-8, B 3, C 2 Stunden.

höhere Intensitäten quantitativ erhalten bleibt. Die auf eine Intensitätssteigerung zu Tage tretenden Reaktionen sind ebenso stark ausgeprägt als diejenigen der etiolierten Pflanzen, welche sofort mit derselben hohen Intensität belichtet werden. Dasselbe geht hervor aus der Tatsache, dass während einer Intensitätsverringerung die Empfindlichkeit für höhere Intensitäten sich wiedereinstellt. [1])

5. Vorbelichtungen: $^1/_2$ bis 1 Stunde.

Nach dem Vorhergehenden erhob sich die Frage, wie die Wirkung einer Intensitätssteigerung nach kürzeren Vorbelichtungen sich äussern würde.

Wir haben in der Vergleichung der nach einer Intensitätserhöhung gefundenen Daten mit den Idealreaktionen eine einfache Methode kennen gelernt, um die „Empfindlichkeit" in den verschiedenen Fällen beurteilen zu können. Da das Wachstum während der Vorbelichtung schon ziemlich konstant geworden war, bot das Eintragen der Idealkurven keine Schwierigkeiten. Bei kürzeren Vorbelichtungen liegt die Sache aber anders; denn das Wachstum zeigt noch lebhafte Reaktionswellen im Augenblick, dass die Idealkurven eingetragen werden müssen. Jeder wird zustimmen, dass die erste Wachstumshemmung der Lichtwachstumsreaktion angehöhrt, sodass man für sehr kurze Vorbelichtungen (von 0 bis ungefähr 36 Minuten) ruhig

---

[1]) Das hier mitgeteilte Ergebnis hat noch eine für die Praxis wichtige Bedeutung. Denn während Dauerbelichtungen ist die Lichtintensität durchaus nicht konstant. Die — öfters erheblichen — Schwankungen in der Netzspannung äussern sich in Aenderungen der Intensität und Zusammensetzung des Lichtes. Es kommt mir vor, dass die, bei langen Dauerbelichtungen nach vielen Stunden noch auftretenden, geringen Wachstumsschwankungen (vergl. *8* S. 56 u. ff.) auf diese Umstände zurückzuführen sind. Dieser Fehler ist nur mittels konstanter Akkumulatorenströme zu umgehen.

die Idealkurven auf das Wachstum im Dunkeln extrapolieren darf. Was aber ist zu tun, wenn die erste Wachstumshemmung vorüber gegangen ist? Dies ist nämlich der Fall für alle Vorbelichtungen, die länger als 36 Minuten dauern. Es wird sich im Folgenden zeigen, dass man berechtigt ist, die erste Beschleunigungswelle als Ausgangspunkt zu wählen.

Was nun die Versuche anbetrifft, so wurde die Zeit der Vorbelichtung von 2 Stunden ab Abschnittsweise verkürzt. Es stellte sich dabei nichts Neues heraus. Ich begnüge mich mit der Wiedergabe eines Versuches mit 1-stündiger Vorbelichtung (Tabelle XI, Figur 3 A).

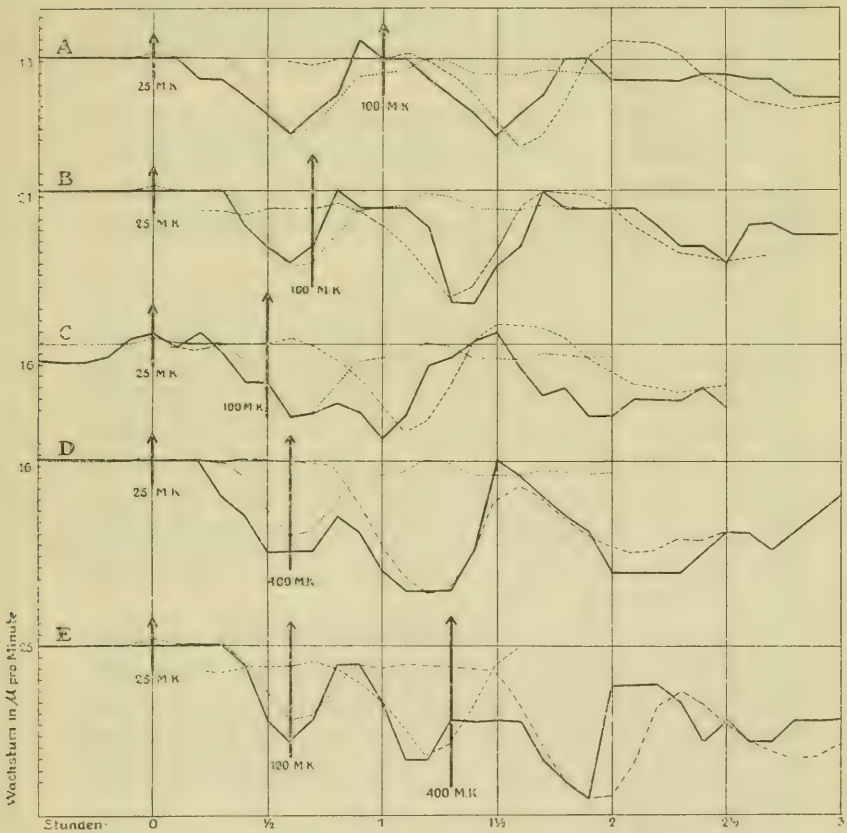
Dasselbe gilt von einigen Versuchen, deren Vorbelichtungen kürzer als eine Stunde waren. Ein Beispiel liefert Tabelle XII, Figur 3 B.

Ein neues Ergebnis geben die Versuche mit halbstündiger Vorbelichtung. Es wird klar sein, dass wir jetzt in das Gebiet geraten, wo die Kardinalpunkte eng auf einander rücken. Hier kann es deshalb bisweilen geboten sein Einzelversuche anzuwenden (siehe S. 261). Wenn man aber mit möglichst konstanten Aussenbedingungen arbeitet, und einheitlich reagierendes Material zur Verfügung hat, so besteht die Möglichkeit, dass sogar dann die Reaktionen gut übereinstimmen können, wie Tabelle XIII zeigt.

Betrachten wir in der Kurve (Figur 3 C) zuerst die gefundene Reaktion, dan sehen wir, dass das Minimum infolge der Vorbelichtung normal erreicht wird und dass das Wachstum dan wieder etwas ansteigt, um nach 18 Minuten rasch auf das Minimum der Nachbelichtung zu sinken. Sieht man die Idealkurven an, so fällt es auf, dass das Ansteigen nach der Belichtung mit 25 MK. sofort aufgegeben wird, wenn die Senkung auf die Belichtung mit 100 MK. einsetzt. Hieraus lässt sich folgern, dass die Wachstumsbeschleunigung nicht zu der Lichtwachstumsreaktion selbst gehört; denn in diesem Falle würde man

experimentell die resultierende Kurve zwischen beiden Idealen finden müssen.

Noch schärfer geht dasselbe hervor aus Tabelle XIV, Figur 3 D, wo 36 Minuten mit 25 MK. vorbelichtet



Figur 3. A Vorbelichtung: 1 Std. mit 25 MK. Nachbelichtung mit 100 MK.
B „ 42 Min. „ 25 „ „ „ 100 „
C „ 30 „ „ 25 „ „ „ 100 „
D „ 36 „ „ 25 „ „ „ 400 „
E 36 Min. mit 25 MK., dann 42 Min. mit 100 MK., schliesslich mit 400 MK. belichtet.

wurde und die Nachbelichtung mit 400 MK. stattfand.

Wo die gefundene Kurve ihr Minimum nach der Vorbelichtung erreicht hat und deutlich steigt, sieht man einen scharfen Knick, und zwar gerade in dem Augenblicke, wo die 400 MK. Idealkurve sich senkt und also die Reaktionszeit der Nachbelichtung verstrichen ist. Von einer, aus den beiden Idealkurven resultierenden, Kurve findet sich auch hier keine Spur.

Die auf der ersten Wachstumshemmung folgende Beschleunigung wird also nicht direkt von der Belichtung, sondern von der Lichtwachstumsverzögerung selber hervorgerufen und gehört deshalb nicht zu der eigentlichen Lichtreaktion.

Blaauw *(3)* hat 1914 den wellenartigen Verlauf der Lichtwachstumsreaktion entdekt und damals schon den verschiedenen Wellen einen besonderen Wert beigelegt. Seine Aufmerksamkeit wurde bei weiteren Versuchen an verschiedenen Objekten immer mehr auf die charakteristischen Wellen gelenkt. Er hat in der ersten Verringerung des Wachstums (Beschleunigung bei *Phycomyces*) die eigentliche „primäre Lichtwachstumsreaktion" und in der folgenden zeitlichen Beschleunigung (Verringerung bei *Phycomyces)* eine „Antireaktion" erkannt.

Ich meine in dieser „Antireaktion", welche also nicht von der Belichtung an sich hervorgerufen wird, eine Aeusserung des Autotropismus sehen zu müssen. Diese Beschleunigung tritt auch während der Beleuchtung auf und hat also nichts mit einer „Dunkelwachstumsreaktion" zu tun.

Um die Richtigkeit dieser Meinung zu prüfen, muss gezeigt werden, dass man nach Belieben durch Intensitätserhöhung im Gebiete der Beschleunigungswellen neue Reaktionen hervorrufen kann. Dazu diente der Versuch von Tabelle XV, dargestellt in Figur 3 E.

Wir sind also berechtigt zu schliessen, dass auch bei

Vorbelichtungen, kürzer als 1 Stunde, eine Intensitätserhöhung des Lichtes neue Lichtwachstumsreaktionen hervorruft. Die Lichtintensität tritt also schon als begrenzender Faktor auf, lange bevor das Wachstum sich an die bestrahlende Lichtintensität angepasst hat. Die Beschleunigung oder Antireaktion der Vorbelichtung hat für die Verzögerungen der Nachbelichtungen keine Bedeutung.

6. Vorbelichtungen kürzer als $^1/_2$ Stunde.

Wir gelangen jetzt zur Frage, ob die begrenzende Wirkung während der Belichtung auftritt, oder ob sie von vornherein existiert. Diese Frage hat eine interessante Bedeutung. Denn, wenn die begrenzende Wirkung erst allmählich während der Beleuchtung auftritt, so ist man zu der Annahme gezwungen: die Empfindlichkeit wird zunächst von jeder Lichtintensität vernichtet. Weil aber auf höhere Intensitäten dieselben Reaktionen folgen, wie bei der etiolierten Pflanze, muss die Empfindlichkeit sich während der Belichtung wieder ganz zurückbilden. Die Tatsache aber, dass auf die Intensität der Vorbelichtung nicht weiter reagiert wird, ist nur erklärlich mittels der Annahme einer „Umstimmung der Sensibilität".

Ist aber für jede Lichtintensität von vornherein eine bestimmte, von dieser Intensität begrenzte, Lichtwachstumsreaktion gegeben, dann besteht die Möglichkeit die Stimmungserscheinungen auf Reaktionsvorgänge zurückzuführen. Ist dieses richtig, dann kann man voraussagen, wie die Versuche mit Vorbelichtungen, kürzer als $^1/_2$ Stunde ausfallen werden. Fassen wir noch einmal die Tabelle IV ins Auge, dann wissen wir, dass nach 12 bis 18 Minuten die Wachstumsreaktion mit einer Verzögerung einsetzt, welche 18 bis 24 Minuten anhält. Alle Aenderungen der Lichtintensität, welche also während ungefähr der ersten 18 Minuten der Vorbelichting stattfinden, verbringen ihre Reaktionszeit

während der von der Vorbelichtung hervorgerufenen Wachstumsverzögerung und können nur in eine weitere Senkung des Verzögerungsmaximums zum Ausdruck kommen. Ueberschreitet die Dauer der Vorbelichtung diese Zeit, dann muss man die Wachstumsreaktionen von Figur 3 erhalten.

Mein Apparat in seiner hiesigen Aufstellung gestattet Zeitdifferenzen von 6 Minuten in den Wachstumsreaktionen sicher zu erkennen. Kürzere Intervalle fliessen in den Wachstumswerten pro 6 Minuten selbstverständlich zusammen. Deshalb sind Vorbelichtungen, kürzer als 6 Minuten nicht vorgenommen worden.

Von den vielen Versuchen, welche gemacht worden sind, werde ich nur einige veröffentlichen. Die meisten sind nämlich hergestellt worden während des abnormal heissen Monates Juli. Die Temperatur im Versuchszimmer musste deswegen von 20° auf 25° gebracht werden. Die Resultate sind also nicht mit den anderen vergleichbar, weil die zeitliche Lage der Kardinalpunkte ungefähr 6 Minuten nach links verschoben wurde. Uebrigens stimmt diese Versuchsreihe, was die Grösse der Reaktionen anbetrifft sehr gut mit den anderen Reihen überein.

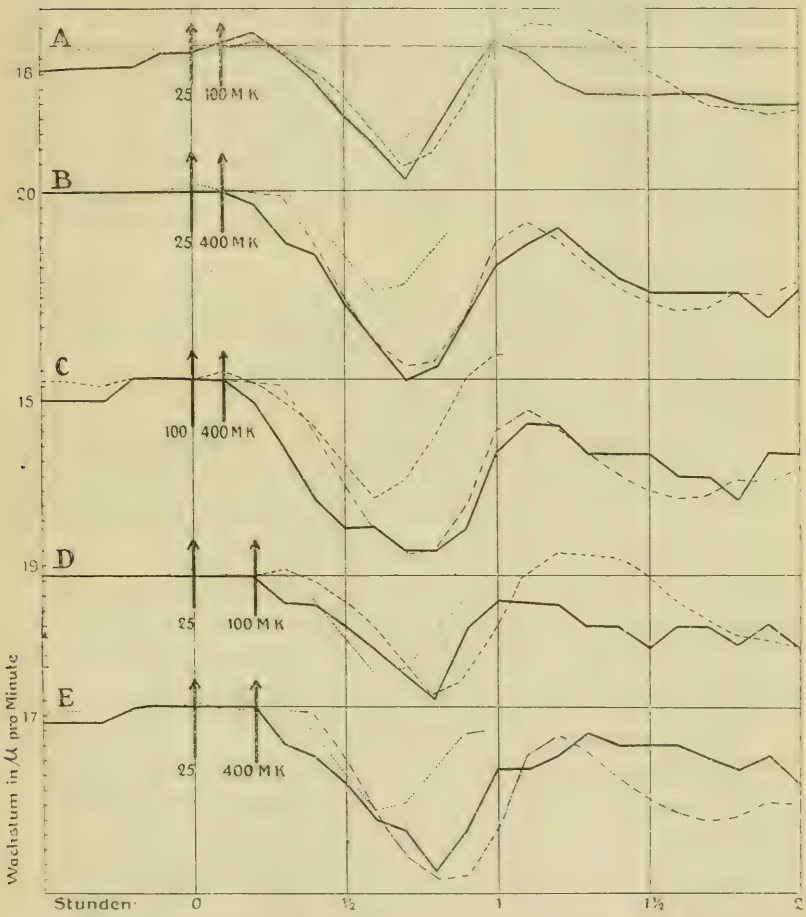
Es sollen zuerst die Versuche besprochen werden, wobei die Intensität nach einer Vorbelichtung von 6 Minuten erhöht wurde (Tabellen XVI, XVII und XVIII, Figur 4 A, B und C).

Das Resultat ist sehr eindeutig: auch nach Vorbelichtungen von wenigen Minuten hat sich die Empfindlichkeit für höhere Intensitäten erhalten, oder besser gesagt: **die Tiefe der Wachstumsreaktion auf eine bestimmte Lichtintensität kann nicht von einer Vorbelichtung mit einer niedrigeren Intensität beeinflusst werden. Es gehört demnach zu jeder Intensität eine bestimmte Reaktionsgrösse.**

Dasselbe geht hervor aus den Vorbelichtungen während

12 Minuten, welche von einer Intensitätssteigerung gefolgt werden (Tabellen XIX und XX, Figur 4, D und E).

Es fällt hierbei auf, dass die Wachstumsförderung oder



Figur 4.	A	Vorbelichtung:	6	Minuten	mit	25	MK.,	dann	100 MK.
	B	„	6	„	„	25	„	„	400 „
	C	„	6	„	„	100	„	„	400 „
	D	„	12	„	„	25	„	„	100 „
	E	„	12	„	„	25	„	„	400 „

die Antireaktion von der Verzögerung verspätet wird. Es erhebt sich die interessante Frage, ob die Beschleunigung willkürlich lang verschoben und auf diese Weise die Antireaktion auch während längerer Zeiten unterdrückt werden kann.

Die Antwort wird schon in der nächsten Versuchsreihe gegeben. Es stellt sich ja bei Vorbelichtungen von 18 Minuten heraus, dass das Maximum der Verzögerung nicht nach 36 + 18, sondern nach 36 + 12 Minuten, also 6 Minuten zu früh erreicht wird und dementsprechend die Antireaktion zu früh einsetzt (Tabellen XXI, XXII, XXIII, Figur 5).

Die hier mitgeteilten Reaktionen treten auch auf, wenn eine längere Vorbelichtung dem eigentlichen Versuch vorabgegangen ist, wie es Tabelle XXIV zeigt.

Um die genannten Ergebnisse:

1. **Die Tiefe der Reaktion auf eine Intensitätserhöhung wird nicht von Vorbelichtungen beeinflusst,**

2. **Die Antireaktion kann nicht willkürlich, sondern nur ungefähr 12 Minuten verspätet werden,**

näher zu prüfen, dienten die nächsten Versuchsreihen: die Pflanzen wurden zuerst während 6 Minuten mit 25 MK., dann während 6 Minuten mit 100 MK. und schliesslich mit 400 MK. belichtet (Tabelle XXV, Figur 6 A).

Das Resultat ist ohne Weiteres klar.

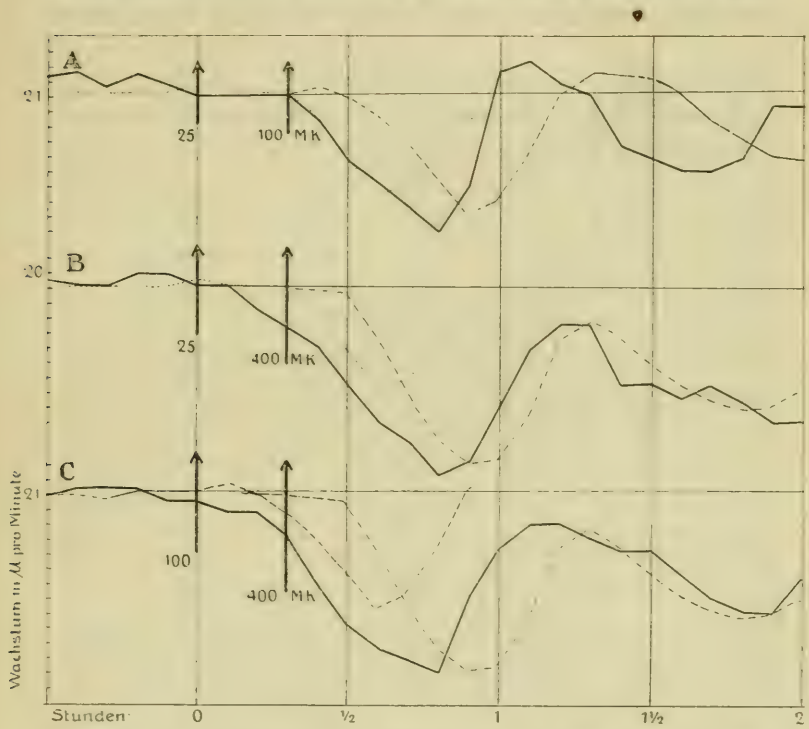
Wenn man während 12 Minuten mit 25 MK., dann 12 Minuten mit 100 MK. und schliesslich mit 400 MK. belichtet (Tabelle XXVI, Figur 6 B), sieht man, der Erwartung entsprechend, dass das Minimum 12 Minuten zu früh erreicht wird.

Wird die Wachstumskurve noch mehr ausgezogen, dann bekommt man etwas kompliziertere Fälle, wie Tabelle XXVII, Figur 6 C zeigt.

Es wurde hier zuerst während 18 Minuten mit 25 MK.,

dann während 18 Minuten mit 100 MK. und schliesslich mit 400 MK. belichtet.

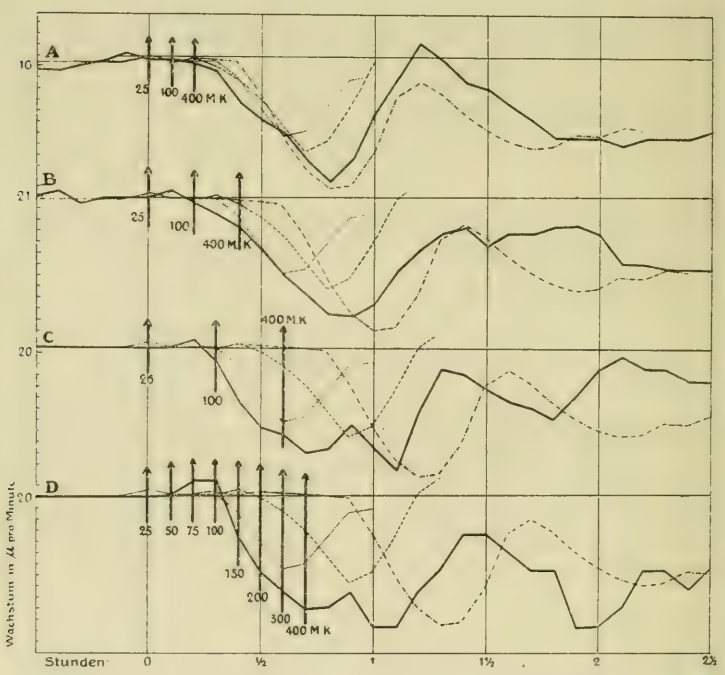
Offenbar kann die Antireaktion, welche nicht mehr als ungefähr 12 Minuten verspätet werden kann, auch selbst während Intensitätserhöhung zur Geltung kommen, in den-



Figur 5. A Vorbelichtung: 18 Minuten mit 25 MK., dann 100 MK.
B „ 18 „ „ 125 „ „ 400 „
C „ 18 „ „ 100 „ „ 400 „

jenigen Fällen, wo die Wachstumshemmung stark abgeflacht ist und also nicht steil verläuft. Bald aber wird die Antireaktion wieder von der Verzögerung überwunden, eine Verzögerung, welche wieder zum erwarteten Minimum herabsinkt.

Um nachzuweisen, dass tatsächlich die Länge der Verzögerung die Schuld dieser komplizierten Erscheinung trägt, wurde folgender „Kaskaden" Versuch gemacht: es wurde jedesmal nach 6 Minuten die Intensität erhöht, sodass die Pflanze hintereinander mit 25, 50, 100, 150, 200, 300, 400 MK. bestrahlt wurde (Tabelle XXVIII, Figur 6 D).



Figur 6. A: 6 Minuten 25 MK., 6 Minuten 100 MK., dann 400 MK.
B: 12 „ 25 „ 12 „ 100 „ „ 400 „
C: 18 „ 25 „ 18 „ 100 „ „ 400 „
D: Jedesmal 6 Minuten mit 25, 50, 75, 100, 150, 200, 300 und schliesslich mit 400 MK. belichtet.

Ohne weiter auf Einzelheiten einzugehen, können wir sagen, dass auch hier nach 36 + 12 Minuten sozusagen ein Kampf zwischen Verzögerung und Beschleunigung

auftritt. Die Verzögerung scheint aber der Beschleunigung superponiert zu sein, sie kann aber nicht direkt zum vollen Ausdruck kommen und macht zu früh einer zeitlichen Beschleunigung Platz.

Zweifellos treten hier komplizierende Faktoren auf, auf welche wir noch nicht weiter eingehen können. Es genügt aber vorläufig festzustellen:

1. **dass die Antireaktion, das ist der Autotropismus, nicht willkürlich lange unterdrückt werden kann; denn sucht man die Verzögerung um mehr als 12 Minuten zu verlängeren, so tritt ihr Maximum zu früh auf oder wird sogar von einer vorübergehenden Beschleunigung unterbrochen,**

2. **dass diese Antireaktion unter Umstände sich sogar während Intensitätserhöhung geltend macht und also nichts mit einer Dunkelwachstumsreaktion gemein hat.**

Ohne mich zu weit auf hypothetischem Gebiete zu wagen, spreche ich die Vermutung aus, dass wir vielleicht hier die Erklärung vor uns haben der noch durchaus unklaren Erscheinung, welche man „ein infolge Vorbelichtung Empfindlicherwerden für die negative Reaktion" nennt.

7. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Lichtwachstumsreaktionen auf höhere Lichtintensitäten werden nicht von Vorbelichtungen mit niedrigeren Intensitäten beeinflusst, oder anders gesagt:
   Die Empfindlichkeit für eine höhere Lichtintensität wird nicht durch Vorbelichtungen mit niedrigeren Intensitäten abgeändert.
2. Es ist dabei gleichgültig, ob die Vorbelichtung nur wenige Minuten oder viele Stunden dauerte.
3. Die Lichtintensität ist also begrenzender Faktor für die Lichtwachstumsreaktion, in dem Sinne, dass von jeder Intensitätserhöhung eine neue Reaktion hervorgerufen wird.

4. Die auf der Wachstumsverzögerung folgende Beschleunigung gehört nicht zu der eigentlichen Reaktion auf die Belichtung, sondern scheint ein Erfolg der Verzögerung zu sein. Diese Antireaktion ist offenbar eine Äusserung des Autotropismus.
5. Dieser Autotropismus kann nicht willkürlich lange (nur ungefähr während 12 Minuten) unterdrückt werden, ihm ist aber die Verzögerung superponiert.

8. Theoretische Folgerungen.

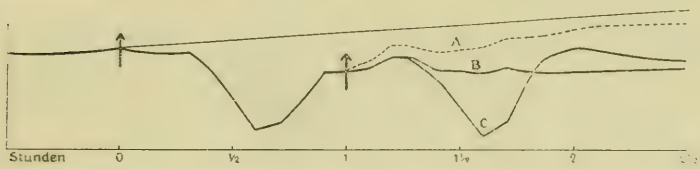
Als Hauptresultat aus dem Vorhergehenden hat sich ergeben, dass während einer Beleuchtung die „Empfindlichkeit" für eine höhere Lichtintensität vom Anfang ab quantitativ erhalten bleibt. Jetzt werden wir versuchen diesen Befund den von Arisz *(1)* gefundenen Daten über das Stimmungsproblem anzuknüpfen und mit den theoretischen Darlegungen Bremekamps *(7)* und Van de Sande Bakhuyzen *(2)* zu vergleichen.

Noch eine Bemerkung muss aber vorangehen. Arisz hat nämlich nach seinen allseitigen Vorbelichtungen immer mit einer bestimmten Lichtmenge einseitig nachbelichtet, wobei er auch dieselbe, oder sogar niedrigere Intensitäten benutzte als bei der Vorbelichtung. Ich habe nur mit einer Dauerbelichtung bestimmter Intensität nachbelichtet. Es wird deutlich sein, dass nur auf diese Weise die Wachstumskurven quantitativ mit einander vergleichbar sind, denn es hat sich ja erwiesen, dass die Tiefe der Wachstumshemmung von der Lichtintensität bestimmt wird. Die Wachstumsreaktion auf eine 1-stündige Belichtung mit 25 MK. weist somit keine andere Kardinalpunkte auf als eine Reaktion, welche von einer 2-stündigen mit derselben Intensität hervorgerufen wird. Doch wird aus der einseitigen Belichtung während der letzten Stunde eine deutliche Krümmung hervorgehen. In der Wachstumskurve

kann aber der allseitige Effekt nur bei einer höheren Intensität als deutliche neue Reaktion in die Erscheinung treten (z. B. während 15 Minuten mit 100 MK., d. i. dieselbe Lichtmenge, aber anders zusammengesetzt). Figur 7 soll das Gesagte schematisch erklären.

Diese Erwägung gibt eine enge Begrenzung des Gebietes, in welchem die Wachstumsreaktion in ihrer Beziehung zum Stimmungsproblem studiert werden kann.

Van de Sande Bakhuyzen *(2)* hat versucht mit Hilfe der Blaauwschen Lichtwachstumstheorie die Stimmungserscheinungen zur Analyse zu bringen. Er hat dazu die zahlreichen Daten Arisz' in (theoretische) Wachstumsverzögerungskurven der Vorder- und der Hinterseite umge-



Figur 7. Nach einer 1-stündigen Belichtung mit 25 MK. bei
A: ins Dunkel zurückgebracht,
B: mit 25 MK. durchbelichtet,
C: während 15 Minuten mit 100 MK. belichtet.

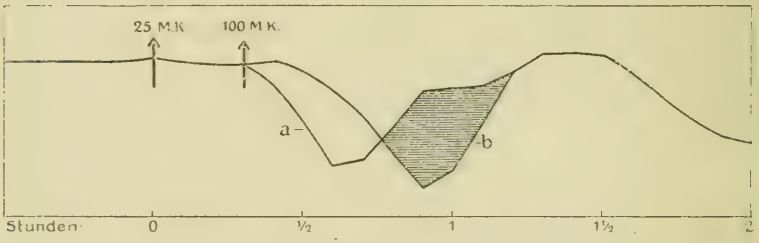
rechnet, aus welchen er die Kurven der „Empfindlichkeit" erhielt, dargestellt durch den ersten Differentialquotienten. Da sich seine Berechnungen hauptsächlich nur auf Krümmungsdaten stützten, liegt in seiner Wachstumsverzögerung viel Hypothetisches. So hat er z. B. eine ziemlich willkürliche Proportionalität zwischen der Verzögerung der Vorder- und der Hinterseite angenommen.

Uns interessiert aber nur die Frage, ob die Möglichkeit besteht das Stimmungsproblem **empirisch** in dieser Richtung zu analysieren. Es muss bei der Pflanze das Vermögen sich nach Vorbelichtung phototropisch zu krümmen mit der

Fähigkeit eine neue Wachstumsreaktion ausführen zu können zusammenfallen.

Wenn wir nur die Reaktionsfähigkeit und nicht das + oder – Zeichen der Reaktion beachten, ist es vorläufig gleichgültig, ob die Vorderseite oder die Hinterseite allein, oder beide Seiten eine Wachstumsreaktion aufweisen können,

Die Wachstumsverzögerungen sind dem Inhalt der Kurven proportional. Wenn wir den Effekt der Nachbelichtung als „Extraverzögerung" demjenigen der Vorbelichtung gegenüberstellen, wird es klar sein, dass die Grösse dieser Extrawachstumsverzögerung bestimmt wird von dem in Figur 8 schaffierten Flächeninhalt.



Figur 8. Schematische Darstellung der Extraverzögerung, von einer Intensitätserhöhung hervorgerufen.

Dieser lässt sich für jede Vorbelichtung sowohl aus einer geeigneten Uebereinanderlagerung der Idealkurven, wie aus den empirisch gefundenen Reaktionen konstruieren und mittels Wägungen bestimmen. In Figur 9 sind die aus diesen Wägungen hervorgegangenen Zahlen als Ordinate eingetragen worden. Auf der Abszisse sind die Vorbelichtungszeiten mit 25 MK., eingetragen worden. Die Abszissenachse ist also die Energiemenge der Vorbelichtung, für die Intensität von 25 MK. Die Kurven geben also die Grösse der Extraverzögerung an, welche auftritt infolge Nachbelichtungen mit höheren Intensitäten.

Wenn man diese Kurven mit den Bremekampschen

(7) theoretischen Empfindlichkeits- (d. h. Teilchenzahl-) Kurven vergleicht, findet man eine grosse Uebereinstimmung. Dass das Endniveau bei Bremekamp tiefer liegt, ist selbstverständlich. Denn, wo die Wachstumsgeschwindigkeit von der Belichtung herabgesetzt wird, wird auch die Krümmungsgrösse (nach welcher die Bremekampschen Kurven konstruiert worden sind) der Koleoptile herabgesetzt. Aus der Tatsache, dass in Bremekamps Theorie die Lichtempfindlichkeit eine Funktion der Wachstumsgeschwindigkeit darstellt, gehen andere kleine Unterschiede hervor.

Auch mit den Darlegungen von Van de Sande Bakhuyzen *(2)* steht die Figur in Einklang [1]). Man muss aber bei der Vergleichung beachten:

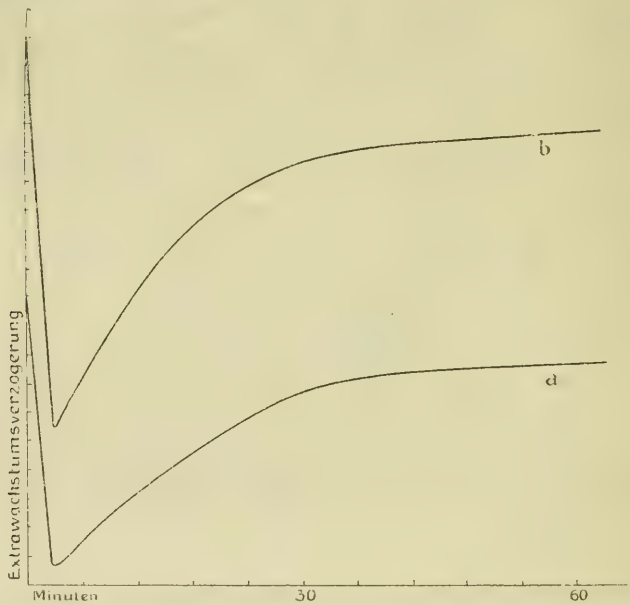
1. dass die Vorgänge der ersten — wichtigsten! — 6 Minuten der Wachstumsmessung entgehen und nur aus den Idealkurven berechnet werden können.

2. dass die Kurven auf Reaktionen Beziehung, haben, welche von Intensitätserhöhung hervorgerufen werden. Die von mir beschriebene begrenzende Wirkung der Lichtintensität war aber den genannten Autoren unbekannt. So muss man überhaupt ihre Arbeiten in einer Zeit entstanden denken, als die Kenntnis der Wachstumsreaktionen von *Avena* noch mangelhaft war.

Wir können aus dem Obigen schliessen, dass die Extrawachstumsverzögerung auf Intensitätserhöhung nach sehr kurzer Vorbelichtung rasch bis auf ein Minimum herabsinkt.

[1]) Ich will an dieser Stelle eine falsche Wiedergabe in „Tropismus und Wachstum" S. 58 u. 59 berichtigen. Herr van de Sande Bakhuyzen unterscheidet zwischen der Anpassung der „Empfindlichkeit" und der Anpassung des Wachstums, was mich irre geführt hat. Tatsächlich ist nach 20 Minuten die phototropische „Empfindlichkeit" angepasst, das Wachstum aber nicht. Es scheint mir jedoch besser nicht von einer Anpassung der Empfindlichkeit zu reden, weil ich der Meinung bin, dass alle phototropische „Anpassungserscheinungen" auf die Lichtwachstumsreaktionen zurückgeführt werden können.

Dann steigt sie allmählich an, um nach ungefähr $^1/_2$ Stunde ihre ursprüngliche Grösse wieder zu erreichen. Dieses Verhalten ist der (an Krümmungen gemessenen) „Empfindlichkeitsänderung" oder „Abstumpfung der Lichtstimmung" nach Vorbelichtung durchaus ähnlich. Wir können deshalb einem Teil des Stimmungsproblems sein Geheimnisvolles entnehmen und sagen:



Figur 9. Die „Lichtempfindlichkeit" für Nachbelichtung, ist ausgedrückt in der Extrawachstumsverzögerung. Wenn während der auf der Abszisse angegebenen Zeiten mit 25 MK. vorbelichtet wird, fand die Nachbelichtung statt mit: 100 MK. bei *a*, 400 MK. bei *b*.

Die Abstumpfung der „Lichtempfindlichkeit" infolge Vorbelichtung findet ihre volle Erklärung in den Lichtwachstumsreaktionen.

Hiermit ist aber das ganze Stimmungsproblem noch nicht erklärt. Es bleiben noch zwei Fragen ungelöst:

1. Die Wiederherstellung der „Empfindlichkeit" während

der auf der Belichtung folgenden Finsternis (oder Intensitätserniederung).

Ich bezweifle, trotz der neueren Untersuchungen Tollenaars *(11)* dass dafür eine Dunkelwachstumsreaktion verantwortlich gemacht werden kann [1]). Ich habe auch bei den hier veröffentlichten Versuchen immer darauf geachtet und niemals eine wirkliche deutliche Reaktion infolge Verdunkelung auftreten gesehen.

Meines Erachtens liegt dieses Problem der Empfindlichkeit nicht auf dem Gebiete der Wachstumsvorgänge, sondern gehört es den Stoffwechselprozessen an. (Vergl. Bremekamp).

2. Die Faktoren, welche das + oder — Zeichen der tropistischen Vorgänge bestimmen. Es können viele Ursachen hieran mitbeteiligt sein, wie insbesondere Van de Sande Bakhuyzen *(2)* betont hat. Ich habe die Vermutung ausgesprochen (S. 274), dass die unter bestimmten Umständen früher einsetzenden autotropischen „Antireaktionen" vielleicht mit einem „infolge Vorbelichtung Empfindlicherwerden für die negative Reaktion" zusammenhängen.

Um dieses Problem endgültig zu lösen, muss man aber alle Daten zur Verfügung haben von allen denjenigen Wachstumsreaktionen, welche von Belichtungen während 1—18 Minuten, mit verschiedenen Intensitäten hervorgerufen werden. Zweifellos wird sich dann eine einfache Erklärung ergeben.

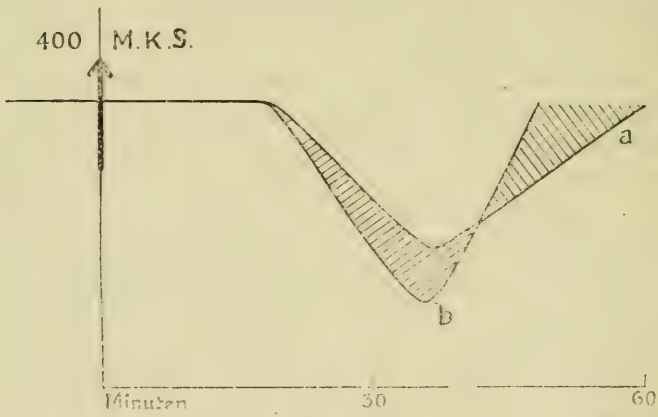
Da in diesen Zeilen immer die Bedeutung der Lichtintensität betont wurde, möchte ich noch einige Bemerkungen über das sogenannte „Reizmengengesetz" hinzufügen. Ich habe früher *(8*, S. 27 u. f.) auseinandergesetzt, dass man mit bestimmten kleinen Lichtmengen immer nur einen Teil der ganzen Lichtwachstumsreaktion hervorgerufen hat und

---

[1]) Vergl. auch die jüngst erschienene Mitteilung C. Ermans. (Botaniska Notiser, 1923, Lund, S. 331) (Korrekturnote).

dass die ganze Reaktion von der Intensität bestimmt wird. Wie versteht sich das mit der Produktregel?

Nach der Blaauwschen Theorie gehören gleich grosse Lichtwachstumsreaktionen zu gleich grossen Krümmungen. Das bedeutet aber nicht, dass die **Wachstumsreaktionen** einander **gleich** sein müssen; es sagt nur, **dass die Flächeninhalte der Wachstumsreaktionen die gleiche sind.** Dieses wird in der nächsten schematischen Figur 10 erläutert. Es seien dort zwei Wachstumsreaktionen auf



Figur 10. Zwei Reaktionen auf 400 MKS. *a* mit einer Intensität von 25 MK., während 16 Sekunden, *b* während 4 Sekunden mit 100 MK. belichtet.

400 MKS. dargestellt, die eine *(a)* wurde mit der Intensität von 25 MK., die andere *(b)* mit 100 MK. erzeugt.

Die Flächeninhalte der Wachstumsverzögerungen sind einander gleich; die Krümmungen müssen auch gleich gross sein. **Die Tiefe der Verzögerung aber wird von der Intensität bestimmt.**

Auch die von Arisz *(1)* gefundenen zeitlichen Begrenzungen des „Reizmengengesetzes" lassen sich auf diese Weise erklären. Es ist ja die Lichtmenge das Produkt der

Intensität und der Belichtungszeit. Nach dem Obigem ist es wahrscheinlich, dass nicht die Belichtungszeit, sondern die Intensität die begrenzte Gültigkeit verursacht.

Man kann nun noch einen Schritt weiter gehen. Denn es ist jetzt klar geworden, dass Dauerbelichtung mit einer bestimmten Lichtintensität die Wachstumsverzögerung niemals unter ein bestimmtes Maximum herabsetzen kann; ein Maximum, das ungefähr 36 Minuten nach dem Anfang der Belichtung erreicht wird. Dieses Maximum wird also während der Belichtung selber erreicht, wenn die Belichtungszeit 36 Minuten oder mehr beträgt. Zieht man noch die Reaktionszeit ab (z. B. 12 Minuten), dann kann man sagen, dass Belichtungen während 24 Minuten und länger alle denselben maximalen Verzögerungseffekt für die benutzte Intensität hervorrufen. (Der Effekt der Belichtung während der 24sten Minute äussert sich dann nach der 36sten Minute).

Bei Belichtungen, während 24 Minuten und länger ist also die Lichtintensität massgebend für die Grösse der Reaktion und nur für kürzere Belichtungszeiten kann das sogenannte Reizmengengesetz gültig sein. Auch alle Abweichungen davon (z. B. die negativen Reaktionen) müssen in diesen 24 Minuten auftreten. Das scheint mir die Richtung, in welcher die von Arisz *(1)* gefundenen Tatsachen über das Stimmungsproblem erklärt werden müssen.

Am Schluss dieser Arbeit möchte ich Herrn Professor F. A. F. C. Went, in dessen Institut diese Arbeit ausgeführt wurde, herzlich danken für die freundlichst mir gebotene Gelegenheit meine Untersuchungen fortzusetzen und Herrn Institutsmechaniker P. A. de Bouter für seine treue Hilfe bei der täglichen Kontrolle des Apparates.

Utrecht, Botanisch Laboratorium.
Oktober 1923.

TABELLE I.

Dauerbelichtung mit 25 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten. Bei ↑ Licht.

Vers. Nr.	Länge des Koleoptils.	Dunkel.				25	↑ MK. Licht!					1 Std.				
232	33 mm.	100	110	120	110	110	110	110	110	90	80	60	60	50	50	70
233	31 „	130	130	140	150	150	150	150	150	130	100	90	90	100	110	110
235	32 „	190	190	180	180	180	170	170	180	150	140	120	100	120	150	160
236	24 „	110	100	100	110	110	110	100	100	110	90	80	70	70	80	100
237	22 „	170	170	170	170	170	170	170	170	170	150	130	140	170	180	180
240	24 „	140	130	130	130	130	130	130	120	120	100	80	80	90	110	110
241	19 „	140	150	150	150	150	140	130	140	140	140	110	110	140	150	130
243	27 „	170	170	160	160	170	180	170	170	150	140	130	140	150	150	150
244	26 „	110	110	110	110	110	100	110	100	100	80	70	90	120	130	130
253	20 „	100	100	100	100	100	100	120	120	100	80	80	90	100	130	130
Durchschnitt	26 mm.	136	136	136	137	138	136	136	136	126	110	95	97	110	124	127
„ pro Min.	—	22.6	22.6	22.6	22.7	23	22.6	22.6	22.6	21	18.4	15.9	16.2	18.6	20.8	21.2

Fortsetzung:

Vers. Nr.											2 Std.
232	—	80	90	90	90	90	90	80	60	60	70
233	—	110	110	110	100	100	90	100	100	100	100
235	—	160	140	150	140	140	140	140	150	150	150
236	—	110	120	120	110	100	100	110	110	110	110
237	—	180	200	200	200	200	200	200	190	180	180
240	—	110	120	120	130	130	130	140	140	140	140
241	—	130	140	140	130	140	150	160	160	160	160
243	—	140	150	150	140	130	130	130	130	120	110
244	—	130	130	120	110	110	110	110	120	120	120
253	—	130	140	110	110	120	110	110	110	110	120
Durchschnitt	—	128	134	131	126	126	125	128	127	125	126
„ pro Min.	—	21.4	22.4	21.9	21	21	20.9	21.4	21.2	20.9	21

TABELLE II.

Dauerbelichtung mit 100 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten. Bei ↑ Licht.

Vers. Nr.	Länge des Koleoptils.	Dunkel.				100 ↑ MK. Licht!									1 Std.
285	29.5 mm.	180	180	180	180	180	190	190	190	170	140	120	130	180	210	190
296	23.5 „	140	140	150	150	150	150	130	120	100	100	60	70	100	150	160
297	18.5 „	100	100	100	100	100	100	100	90	90	70	70	70	100	120	120
298	32 „	140	140	140	140	150	150	140	130	130	100	80	80	90	120	150
299	28.5 „	60	60	60	60	60	70	70	60	50	40	30	40	40	70	80
300	22.5 „	90	90	100	110	100	90	90	80	70	60	50	40	40	60	90
301	23.5 „	100	100	100	100	100	100	90	90	90	70	60	50	30	40	60
302	20.5 „	90	90	90	90	90	90	90	90	80	70	60	70	90	120	130
303	22.5 „	120	120	120	120	120	120	120	120	110	110	100	130	170	170	170
304	23.5 „	160	150	160	150	150	160	160	140	120	110	90	100	120	140	140
Durchschnitt	24.5 mm.	118	117	120	120	120	122	118	111	101	87	72	78	96	120	129
„ pro Min.	—	19.7	19.5	20	20	20	20.4	19.7	18.5	16.9	14.5	12	13	16	20	21.5

Fortsetzung:

Vers. Nr.											2 Std.
285	—	190	180	170	160	170	170	160	150	150	160
296	—	150	150	140	140	120	110	110	110	120	120
297	—	100	100	100	100	90	80	70	60	60	60
298	—	140	140	130	110	100	90	110	100	100	100
299	—	80	100	90	80	70	70	70	80	80	80
300	—	110	100	90	60	60	40	50	50	50	50
301	—	70	70	80	70	60	50	40	50	50	50
302	—	130	130	130	110	100	90	80	70	80	80
303	—	180	160	160	150	140	140	130	130	130	130
304	—	140	140	130	120	120	120	120	120	120	120
Durchschnitt	—	129	127	122	110	103	96	94	92	93	95
„ pro Min.	—	21.5	21.2	20.4	18.4	17.2	16	15.8	15.4	15.5	15.9

TABELLE III.

Dauerbelichtung mit 400 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten. Bei ↑ Licht.

Vers. Nr.	Länge des Koleoptils.	Dunkel.					400 ↑ MK. Licht!					1 Std.				
270	26 mm.	150	150	140	140	140	140	140	120	100	70	60	50	70	90	110
271	22.5 „	150	150	150	150	150	160	150	140	110	100	90	100	140	160	150
272	26.5 „	110	110	110	110	100	100	110	80	60	40	40	40	50	100	130
273	30 „	130	130	130	130	130	110	110	100	80	70	60	60	90	110	110
275	23 „	160	160	170	170	170	170	160	160	130	100	70	80	100	150	170
277	27 „	130	120	120	120	120	130	120	120	90	80	70	50	70	100	120
278	25 „	140	140	160	150	160	140	130	130	110	80	60	70	70	90	90
279	27.5 „	120	120	120	120	120	130	130	100	90	60	50	50	60	90	90
280	30 „	160	150	160	160	150	150	150	100	80	80	80	100	110	120	130
281	31.5 „	120	110	110	120	120	110	120	110	80	70	60	60	80	100	110
Durchschnitt	27 mm.	137	134	137	137	136	134	132	116	93	75	64	66	84	111	121
„ pro Min.	—	22.8	22.4	22.8	22.8	22.6	22.4	22	19.2	15.5	12.5	10.8	11	14	18.8	20.2

Fortsetzung:

Vers. Nr.											2 Std.
270	—	110	100	100	100	90	80	90	80	90	90
271	—	130	110	100	90	100	110	120	120	110	100
272	—	100	100	90	70	70	80	70	70	90	100
273	—	100	100	90	80	70	80	90	100	110	100
275	—	150	130	100	100	100	110	110	120	130	120
277	—	120	130	120	100	80	70	70	70	70	80
278	—	100	90	80	70	70	70	60	70	70	70
279	—	100	90	80	90	90	80	90	80	80	80
280	—	130	100	80	90	100	100	100	100	100	90
281	—	110	100	110	100	90	90	100	100	110	110
Durchschnitt	—	115	105	95	89	86	87	92	91	96	94
„ pro Min.	—	19,2	17.5	15,8	14,8	14.3	14.5	15,4	15.2	16	15,8

TABELLE V.

Vorbelichtung mit 25 MK. (*a.* während 4, *b.* während 8 Stunden), dann nachbelichtet mit 100 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.	25 ↑ MK.										1 Std.				
241	19 mm.	140	150	150	150	150	140	130	140	140	140	110	110	140	150	130
260	22.5 „	110	110	110	110	110	110	120	110	110	100	80	110	160	140	140
Durchschnitt	20.75 mm.	125	130	130	130	130	125	125	125	125	120	95	110	150	145	135
„ pro Min..	—	20.9	21.6	21.6	21.6	21.6	20.9	20.9	20.9	20.9	20	15.9	18.4	25	24.2	22.5

Fortsetzung:

Vers. Nr.												Std.
241	—	130	140	140	130	140	150	160	160	160	160	u. s. w.
260	—	140	110	100	90	90	110	120	100	100	100	
Durchschnitt	—	135	125	120	105	110	130	140	130	130	130	
„ pro Min.	—	22.5	20.9	20	17.5	18.4	21.6	23.4	21.6	21.6	21.6	

Fortsetzung:

Vers. Nr.	Länge.						25 MK. (Schluss). 100 ↑ MK.									
241	25 mm.	(1½ Stunde) . . . . *a.*					160	160	160	160	160	160	160	160	170	150
260	32 „	(5½ Stunden) . . . . *b.*					140	140	140	140	140	140	130	130	100	90
Durchschnitt	28.5 mm.	—	—	—	—	—	150	150	150	150	150	150	145	145	135	120
„ pro Min..	—	—	—	—	—	—	25	25	25	25	25	25	24.4	24.4	22.5	20

Fortsetzung:

Vers. Nr.		1 Std.										2 Std.				
241	—	130	120	130	150	150	160	150	140	130	130	130	130	140	140	140
260	—	60	110	160	150	150	150	140	130	130	130	140	130	120	130	130
Durchschnitt	—	95	115	145	150	150	155	145	135	130	130	135	130	130	135	135
„ pro Min..	—	16.5	19.2	24.2	25	25	25.9	24.4	22.5	21.6	21.6	22.5	21.6	21.6	22.5	22.5

TABELLE VI.

3-stündige Vorbelichtung mit 25 MK., dann Nachbelichtung mit 100 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.	25 ↑ MK.										1 Std.				
234 *d.*	28 mm.	110	110	110	100	100	100	120	130	140	110	100	100	120	140	130
243 *b.*	27 „	170	170	160	170	170	180	170	170	150	140	130	140	150	150	150
253 *b.*	20.5 „	100	100	100	100	100	100	120	120	100	80	80	90	100	130	130
267 *h.*	27.5 „	100	100	80	80	80	90	90	90	70	60	50	80	110	120	120
Durchschnitt	25.5 „	120	120	113	110	113	117	125	127	115	98	90	102	120	135	133
„ pro Min. .	—	20	20	18.9	18.4	18.9	19.5	20.9	21.2	19.2	16.2	15	17	20	22.5	22

Fortsetzung:

Vers. Nr.												2 Std.				
234 *d.*	—	140	130	130	130	130	120	130	130	140	140	140	140	150	150	150
243 *b.*	—	140	150	150	140	130	130	130	130	120	110	120	120	140	140	120
253 *b.*	—	130	140	110	110	120	110	110	110	110	120	130	110	110	120	130
267 *h.*	—	130	110	80	70	70	70	70	60	70	90	100	110	120	130	120
Durchschnitt	—	135	132	118	112	112	108	110	108	110	115	123	120	130	135	130
„ pro Min. .	—	22.5	22	19.5	18.9	18.9	18	18.4	18	18.4	19.1	20.5	20	21.6	22.5	21.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.							Länge.					
								↑ 100 MK.				
234 *d.*	—	170	150	150	150	150	31.5 mm.	150	140	140	140	110
243 *b.*	—	110	100	100	100	100	32 „	100	110	100	100	90
253 *b.*	—	130	130	130	130	130	24 „	130	130	100	100	80
267 *h.*	—	90	80	70	70	90	32 „	100	120	90	80	70
Durchschnitt	—	125	115	113	113	113	30.25 mm.	120	123	105	105	83
„ pro Min. .	—	20.9	19.2	18.7	18.7	18.7	—	20	20.5	17.5	17.5	13.8

Fortsetzung:

Vers. Nr.						4	Std.									5 Std.
234 *d.*	—	90	90	120	140	150	150	150	140	130	130	140	140	140	130	130
243 *b.*	—	80	90	110	130	120	110	110	110	110	110	110	120	120	100	100
253 *b.*	—	100	130	140	160	160	140	130	120	130	130	130	130	140	130	120
267 *h.*	—	80	140	140	130	110	110	90	90	80	80	90	70	70	50	50
Durchschnitt	—	83	83	102	140	125	128	120	115	113	113	115	115	117	102	100
„ pro Min. .	—	13.8	13.8	18	23.4	20.8	21.4	20	19.2	18.7	18.7	19.2	19.2	19.5	17	16.8

TABELLE VII.

2-stündige Vorbelichtung mit 25 MK., dann Nachbelichtung mit 100 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.					25 ↑ MK.									1 Std.	
236	24 mm.	110	100	100	110	110	110	110	100	110	90	80	70	70	80	100
237 *a*.	22 „	170	170	170	170	170	170	170	170	170	150	130	140	170	180	180
244 *a*.	26 „	110	110	110	110	110	100	110	100	100	80	70	90	120	130	130
251	33 „	100	110	110	110	110	110	110	100	80	80	80	80	90	90	90
258	28.5 „	90	100	100	100	100	100	100	90	90	80	80	80	100	120	120
Durchschnitt	26.8 mm.	116	118	118	122	120	120	120	112	112	96	88	92	110	120	124
„ pro Min.	—	19.4	19.6	19.6	20.4	20	20	20	18.6	18.6	16	14.8	15.4	18.4	20	20.8

Fortsetzung:

Vers. Nr.											Länge.					
												↑ 100 MK.				
236	110	120	120	110	110	100	110	110	110	110	27 mm.	120	120	120	110	90
237 *a*.	180	200	200	200	200	200	200	190	180	180	26 „	190	170	170	170	140
244 *a*.	130	130	120	110	110	110	110	120	120	120	28.5 „	110	110	110	100	90
251	90	100	90	90	80	70	70	70	70	70	34.5 „	70	70	70	70	60
258	120	110	100	100	80	90	90	100	100	120	30.5 „	120	120	90	80	70
Durchschnitt	126	132	126	122	116	114	116	118	116	120	29.3 mm.	122	118	112	106	90
„ pro Min.	21	22	21	20.4	19.4	19	19.4	19.6	19.4	20	—	20.4	19.6	18.8	17.6	15

Fortsetzung:

Vers. Nr.						3 Std.									4 Std.	
236	—	90	110	120	110	110	120	100	80	90	90	90	90	90	90	90
237 *a*.	—	130	130	150	170	180	180	180	180	170	180	170	170	180	170	170
244 *a*.	—	80	90	110	110	100	90	70	70	90	90	90	90	80	90	90
251	—	50	80	80	80	90	90	90	80	70	70	70	80	90	90	90
258	—	70	110	130	120	120	110	110	110	130	130	140	140	130	130	130
Durchschnitt		64	104	118	118	120	118	110	104	110	112	112	114	114	114	114
„ pro Min.	—	10.8	17.2	19.6	19.6	20	19.6	18.4	17.4	18.4	18.8	18.8	19	19	19	19

TABELLE VIII.

6-stündige Belichtung mit 100 MK., dann Nachbelichtung mit 400 MK. Wachstum in μ pro Minute.

Vers. Nr.	Länge.	100 ↑ MK.									
285.	29.5 mm.	30	30	30	30	30	31.6	31.6	31.6	28.3	23.3

Fortsetzung:

Vers. Nr.		1 Std.									
285.	—	20	21.6	30	35	31.6	31.6	30	28.3	26.6	28.3

Fortsetzung:

Vers. Nr.		2 Std.									
285.	—	26.6	25	25	26.6	26.6	. . . .	u.s.w.	$3^1/_2$	Std.	. . . .

Fortsetzung:

Vers. Nr.	Länge.	400 ↑ MK.									
285.	40 mm.	25	25	25	25	23.3	23.3	25	25	18.3	15

Fortsetzung:

Vers. Nr.		7 Std.									
285.	—	15	18.3	21.6	21.6	18.3	18.3	18.3	18.3	16.6	15

Fortsetzung:

Vers. Nr.		8 Std.				
285.	—	15	15	15	15	15

TABELLE IX.

2-stündige Vorbelichtung mit 100 MK., dann Nachbelichtung mit 400 MK. Wachstum in μ pro Minute.

Vers. Nr.	Länge.	100 ↑ MK.									
300	22.5 mm.	15	16.6	16.6	16.6	16.6	15	15	13.3	11.6	10

Fortsetzung:

Vers. Nr.		1 Std.									
300	—	8.3	6.6	6.6	15	18.3	16 6	15	10	10	6.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.		400 ↑ MK.									
300	—	8.3	8.3	10	10	10	10	10	8.3	6.6	5

Fortsetzung:

Vers. Nr.		3 Std.									
300	—	6.6	8.3	11.6	11.6	13.3	11.6	11.6	10	8.3	8.3

Fortsetzung:

Vers. Nr.		4 Std.				
300	—	10	10	10	10	10

TABELLE X.

Nach einer 2-stündigen Belichtung mit 400 MK. wurde die Intensität während 2 Stunden auf 25 MK. zurückgebracht. Dann wurde wieder aufs Neue mit 400 MK. bestrahlt. Wachstum in μ pro Minute. Bei *a* ↑ 400 MK. (Länge des Koleoptils 31.5 mm.); bei *b* ↑ 25 MK. (Länge 33.5 mm.); bei *c* ↑ 400 MK. (Länge 36 mm.).

Vers. Nr.					*a* ↑ 400 MK.									1 Std.
281. .	19.2	19.2	19.2	19.2	19.2	19.2	19.2	18.3	13.3	11.6	10	10	13.3	16.6	18.3

Fortsetzung:

Vers. Nr.										*b* ↑ 25 MK.					
281. .	18.3	18.3	16.6	16.6	15	15	16.6	16.6	18.3	18.3	20	23.4	23.4	25	23.4

Fortsetzung:

Vers. Nr.										3 Std.					*c*
281. .	21.6	21.6	20	18.3	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5

Fortsetzung:

Vers. Nr.	↑ 400 MK.									5 Std.				
281. .	17.5	17.5	16.6	11.6	10	10.6	11.6	16.6	23.3	25	21.6	18.3	18.3	13.3	13.3

Fortsetzung:

Vers. Nr.					6 Std.
281. .	16.6	16.6	16.6	18.3	18.3

TABELLE XI.

1-stündige Vorbelichtung mit 25 MK., dann Nachbelichtung mit 100 MK. Wachstum in μ pro Minute.

Vers. Nr.	Länge.					25 ↑	MK.				
262.	25 mm.	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	13.4	11.6	11.6	10	8.4

Fortsetzung:

Vers. Nr.						100 ↑	MK.				
262.	—	6.6	8.4	10	15	13.4	13.4	11.6	10	8.4	6.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2	Std.				
262.	—	8.4	10	13.4	13.4	11.6	11.6	11.6	11.6	12	12

Fortsetzung:

Vers. Nr.						3 Std.
262.	—	11.6	11.6	10	10	10

TABELLE XII.

Während 42 Minuten vorbelichtet mit 25 MK., dann 100 MK. Wachstum in μ pro Minute.

Vers. Nr.	Länge.					25 ↑	MK.				
267	22 mm.	21.6	21.6	21.6	21.6	21.6	21.6	21.6	21.6	18.4	16.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.			100 ↑	MK.						
267	—	15	16.6	21.6	20	20	20	18.4	11.6	11.6	15

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2	Std.				
267	—	16.6	21.6	20	20	20	20	18.4	16.6	16.6	15

Fortsetzung:

Vers. Nr.					3	Std.
267	—	18.4	18.4	16.6	15	15

TABELLE XIII.

½-stündige Vorbelichtung mit 25 MK., dann Nachbelichtung mit 100 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.					25 ↑	MK.				100 ↑	MK.
264	22 mm.	90	80	80	90	90	80	90	80	70	70	
266	20 „	100	90	90	100	90	90	100	100	90	80	
267 *d*.	25 „	100	120	130	140	160	150	150	130	100	100	
Durchschnitt	22.3 mm.	97.3	97.3	100	110	113.3	106.6	113,3	103.3	86.6	86.3	
„ pro Min. . .	—	16,1	16.1	16.6	18.4	18.9	17.6	18.9	17.1	14.5	14.5	

Fortsetzung:

Vers. Nr.						1	Std.				
264	—	50	50	60	60	40	70	80	80	90	90
266	—	70	70	70	60	50	60	90	100	100	110
267 *d*.	—	90	100	100	100	80	80	120	120	140	140
Durchschnitt	—	70	71.3	76.6	71.3	56.6	70	96.6	100	110	113.3
„ pro Min. . .	—	11.6	11.9	12.6	11.9	9,3	11.6	16	16.8	18.4	18.9

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2	Std.				
264	—	70	40	50	50	50	80	80	80	80	80
266	—	100	90	90	80	80	90	90	90	100	90
267 *d*.	—	120	110	110	100	100	80	80	80	90	90
Durchschnitt	—	96.6	80	83.3	76.6	76.6	83.3	83.3	83.3	90	86.6
„ pro Min. . .	—	16	13.4	14	12.5	12.5	13.9	13.9	13.9	15	14.2

TABELLE XIV.

Während 36 Minuten vorbelichtet mit 25 MK., dann 400 MK. Wachstum in μ pro Minute.

Vers. Nr.	Länge.	25 ↑ MK.									
269 e.	31.5 mm.	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6	13.4	11.6	8.4

Fortsetzung:

Vers. Nr.		400 ↑ MK.				1	Std.				
269 e.	—	8.4	8.4	11.6	10	6.6	5	5	5	8.4	16.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.		2	Std.								
269 e.	—	15	13.4	11.6	10	6.6	6.6	6.6	6.6	8.4	10

Fortsetzung:

Vers. Nr.		3 Std.				
269 e.	—	10	8.4	10	11.6	13.4

TABELLE XV.

Während 36 Minuten mit 25 MK.; dann während 42 Minuten mit 100 MK., und schliesslich mit 400 MK. belichtet. Wachstum in μ pro Minute.

Vers. Nr.	Länge.	25 ↑ MK.									
269 *a*.	26 mm.	25	25	25	25	25	25	25	25	23.4	18.4

Fortsetzung:

Vers. Nr.		100 ↑ MK.				1	Std.		400 ↑ MK.		
269 *a*.	—	16.6	18.6	23.4	23.4	20	15	15	18.4	18.4	18.4

Fortsetzung:

Vers. Nr.		2	Std.								
269 *a*.	—	18.4	15	13	11.6	21.6	21.6	21.6	20	16.6	18.4

Fortsetzung:

Vers. Nr.		3	Std.								
269 *a*.	—	16.6	16.6	18.4	18.4	18.4	16.6	16.6	16.6	16.6	16.6

TABELLE XVI.

Während 6 Minuten mit 25 MK. vorbelichtet, Nachbelichtung mit 100 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.					25 ↑	100 ↑	MK.			
315	25 mm.	140	140	140	150	150	160	170	160	140	130
337	28 „	80	80	80	80	80	80	80	70	70	50
Durchschnitt	26.5 mm.	110	110	110	115	115	120	125	115	105	90
„ pro Min. . .	—	18.3	18.3	18.3	19.2	19.2	20	20,9	19.2	17.5	15

Fortsetzung:

Vers. Nr.						1	Std.				
315	—	110	90	100	130	150	150	150	150	140	140
337	—	50	40	70	80	90	80	60	50	60	60
Durchschnitt	—	80	65	85	105	120	115	105	100	100	100
„ pro Min. . .	—	13.3	10.9	14.2	17.5	20	19.2	17.5	16.6	16.6	16.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2	Std.
315	—	130	130	120	110	110	100
337	—	70	70	70	80	80	80
Durchschnitt	—	100	100	95	95	95	90
„ pro Min. . .	—	16.6	16.6	15.9	15.9	15.9	15

TABELLE XVII.

Während 6 Minuten mit 25 MK. vorbelichtet, Nachbelichtung mit 400 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.					25↑	400↑	MK.			
316 j.	33 mm.	80	80	80	80	80	80	80	70	60	40
336	30 „	160	160	160	160	160	160	150	130	130	110
Durchschnitt	31.5 mm.	120	120	120	120	120	120	115	100	95	75
„ pro Min.	—	20	20	20	20	20	20	19.2	16.6	15.9	12.5

Fortsetzung:

Vers. Nr.						1	Std.				
316 j.	—	40	30	30	40	60	80	90	90	70	70
336	—	80	60	70	100	120	120	130	100	100	90
Durchschnitt	—	60	45	50	70	90	100	105	95	85	80
„ pro Min.	—	10	7.5	8.4	11.6	15	16.6	17.5	15.9	14.2	13.3

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2	Std.	
316 j.	—	70	60	60	40	50	50	50
336	—	90	100	100	100	110	110	120
Durchschnitt	—	80	80	80	70	80	80	85
„ pro Min.	—	13.3	13.3	13.3	11.6	13.3	13.3	14.2

TABELLE XVIII.

Während 6 Minuten mit 100 MK. vorbelichtet, Nachbelichtung mit 400 MK. Wachstum in μ pro Minute.

Vers. Nr.	Länge.					100↑	400↑	MK.			
333 *d*.	24 mm.	15	15	16.6	16.6	16.6	16.6	15	11.6	8.4	6.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.						1	Std.				
333 *d*.	—	6.6	5	5	6.6	11.6	13.4	13.4	11.6	11.6	11.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2	Std.				
333 *d*.	—	10	10	8.4	11.6	11.6	10	8.4	—	—	—

TABELLE XIX.

Während 12 Minuten mit 25 MK. vorbelichtet, Nachbelichtung mit 100 MK. Wachstum in μ pro Minute.

Vers. Nr.	Länge.	25 MK.					100 MK.				
333	21 mm.	18.4	18.4	18.4	18.4	18.4	18.4	18.4	16.6	16.6	15

Fortsetzung:

Vers. Nr.		1 Std.									
333	—	13.4	11.6	10	15	16.6	16.6	16.6	15	15	13.4

Fortsetzung:

Vers. Nr.		2 Std.									
333	—	15	15	13.4	15	13.4	13.4	13.4	—	—	—

TABELLE XX.

Während 12 Minuten mit 25 MK. vorbelichtet, Nachbelichtung mit 400 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.	25 MK.					400 MK.				
305	33 mm.	70	70	70	70	70	70	60	50	50	40
334	24 „	130	130	140	140	140	140	150	130	120	110
Durchschnitt	28.5 mm.	100	100	105	105	105	105	105	90	80	75
„ pro Min.	—	16.6	16.6	17.5	17.5	17.5	17.5	17.5	15	14.2	12.5

Fortsetzung:

Vers. Nr.		1 Std.									
305	—	30	30	20	20	20	20	40	60	60	70
334	—	90	80	70	90	140	140	130	130	120	110
Durchschnitt	—	60	55	45	55	80	80	85	95	90	90
„ pro Min.	—	10	9.2	6.5	9.2	13.4	13.4	14.2	15.8	15	15

Fortsetzung:

Vers. Nr.		2 Std.						
305	—	70	60	60	60	50	50	50
334	—	110	110	100	110	100	110	110
Durchschnitt	—	90	85	80	85	75	80	80
„ pro Min.	—	15	14.2	13.4	14.2	12.5	13.4	13.4

TABELLE XXI.

Während 18 Minuten mit 25 MK. vorbelichtet, Nachbelichtung mit 100 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge:					25 ↑ MK.			100 ↑ MK.		
327	28 mm.	120	110	120	120	110	110	110	120	90	70
328	24 „	150	150	150	140	140	140	140	130	130	120
Durchschnitt	26 „	135	130	135	130	125	125	125	125	110	95
„ pro Min. . .	—	22.5	21.6	22.5	21.6	20.8	20.8	20.8	20.8	18.3	15.8

Fortsetzung:

Vers. Nr.						1 Std.					
327	—	60	50	40	70	120	140	120	110	100	100
328	—	110	100	90	110	150	140	130	130	100	90
Durchschnitt	—	85	75	65	90	135	140	125	120	100	95
„ pro Min. . .	—	14.2	12.5	10.8	15	22.5	23.3	20.8	20	16.6	15.8

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2 Std.			
327	—	100	90	100	130	130	120	100	100
328	—	80	90	90	100	100	100	100	100
Durchschnitt	—	90	90	95	115	115	110	100	100
„ pro Min. . .	—	15	15	15.8	19.2	19.2	18.3	16.6	16.6

TABELLE XXII.

Während 18 Minuten mit 25 MK. vorbelichtet, Nachbelichtung mit 400 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.					25 ↑ MK.				400 ↑ MK.	
306	25 mm.	130	140	140	140	140	140	130	130	110	90
311 e.	34 „	100	90	100	100	90	90	80	70	70	60
Durchschnitt	29.5 mm.	115	115	120	120	115	115	105	100	90	75
„ pro Min. . .	—	19.2	19.2	20	20	19.2	19.2	17.5	16.6	15	12.5

Fortsetzung:

Vers. Nr.						1 Std.					
306	—	70	60	40	50	80	90	90	80	50	60
311 e.	—	50	50	40	40	50	90	110	120	100	90
Durchschnitt	—	60	55	40	45	65	90	100	100	75	75
„ pro Min. . .	—	10	8.9	6.6	7.5	10.9	15	16.6	16.6	12.5	12.5

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2 Std.					
306	—	60	60	60	50	60	50	40	50	40	40
311 e.	—	80	90	80	70	60	60	50	50	50	50
Durchschnitt	—	70	75	70	60	60	55	45	50	45	45
„ pro Min. . .	—	11.6	12.5	11.6	10	10	8.9	7.5	8.3	7.5	7.5

TABELLE XXIII.

Während 18 Minuten mit 100 MK. vorbelichtet, Nachbelichtung mit 400 MK. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.					100 ↑	MK.		400 ↑	MK.	
326 f.	38 mm.	120	130	130	120	120	120	120	100	90	70
330 d.	30 „	140	130	130	130	130	120	120	120	90	80
Durchschnitt	34 mm.	130	130	130	125	125	120	120	110	90	75
„ pro Min. . .	—	21.6	21.6	21.6	20.8	20.8	20	20	18.5	15	12.5

Fortsetzung:

Vers. Nr.						1	Std.				
326 f.	—	60	60	50	80	80	90	100	100	90	90
330 d.	—	70	60	60	90	130	140	130	120	120	120
Durchschnitt	—	65	60	55	85	105	115	115	110	105	105
„ pro Min. . .	—	10.8	10	9.2	14.2	17.5	19.2	19.2	18.4	17.5	17.5

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2	Std.		
326 f.	—	90	80	70	70	70	70	80	70
330 d.	—	100	90	90	90	120	130	120	110
Durchschnitt	—	95	85	80	80	95	100	100	90
„ pro Min. . .	—	15.8	14.2	13.4	13.4	15.8	16.6	16.6	15

TABELLE XXIV.

$2^1/_2$-stündige Belichtung mit 25 MK. Dann wurde während 18 Minuten mit 100 MK. und schliesslich mit 400 MK. belichtet. Wachstum in μ pro Minute.

Vers. Nr.	Länge.	25 ↑ MK.									
312	35.5 mm.	31.6	31.6	31.6	31.6	31.6	31.6	31.6	30	26.6	23.3

Fortsetzung:

Vers. Nr.		1 Std.									
312	—	20	28.3	36.6	35	33.3	30	33.3	35	35	35

Fortsetzung:

Vers. Nr.	Länge.	2 Std.									100 ↑ MK.
312	40 mm.	36.6	38.3	36.6	35	35	33.3	33.3	33.3	33.3	33.3

Fortsetzung:

Vers. Nr.		400 ↑ MK. 3 Std.									
312	—	33.3	31.6	31.6	26.6	26.6	21.6	16.6	15	23.3	31.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.		4 Std.				
312		31.6	31.6	30	28.3	28.3

TABELLE XXV.

Während 6 Minuten mit 25 MK., dann während 6 Minuten mit 100 MK. und schliesslich mit 400 MK. belichtet. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.					25 ↑	100 ↑	400 ↑	MK.		
310 e.	35 mm.	100	100	100	110	110	100	90	90	70	70
313 a.	28 „	90	100	100	100	100	100	100	100	90	80
314	32 „	90	90	100	100	90	100	100	90	70	50
Durchschnitt	31.6 mm.	93	96	100	103	100	100	96	93	76	66
„ pro Min. . .	—	15.5	16	16.6	17.2	16.6	16.6	16	15.5	12.6	11

Fortsetzung:

Vers. Nr.						1	Std.				
310 e.	—	60	50	40	50	100	120	140	130	100	80
313 a.	—	70	50	40	60	70	100	100	80	80	90
314	—	50	40	20	30	40	50	80	90	80	80
Durchschnitt	—	60	46	33	46	70	90	107	100	86	83
„ pro Min. . .	—	10	7.5	5.5	7.5	11.6	15	17.9	16.6	14.4	13.9

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2	Std.				
310 e.	—	80	80	80	80	80	80	80	80	80	80
313 a.	—	70	70	50	50	40	50	50	60	70	60
314	—	70	50	40	40	50	30	40	30	30	40
Durchschnitt	—	73	66	56	56	56	53	56	56	60	60
„ pro Min. . .	—	12.2	11	9.4	9.4	9.4	8.9	9.4	9.4	10	10

TABELLE XXVI.

Während 12 Minuten mit 25 MK., dann während 12 Minuten mit 100 MK. und schliesslich mit 400 MK. belichtet. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.					25 ↑	MK.	100 ↑	MK.	400 ↑	MK.
307 e.	31.5 mm.	120	120	120	120	120	120	120	120	100	90
309 e.	37.5 „	120	110	110	110	110	110	100	90	90	80
310 a.	30 „	150	140	150	150	150	160	150	140	140	120
Durchschnitt	33 mm.	130	123	126	126	126	130	123	117	110	97
„ pro Min. . .	—	21.6	20.5	21	21	21	21.6	20.5	19.5	18.3	16.2

Fortsetzung:

Vers. Nr.						1	Std.				
307 e.	—	80	80	70	60	60	60	80	90	90	90
309 e.	—	60	40	30	40	40	40	40	50	60	60
310 a.	—	110	100	90	90	100	160	170	180	180	150
Durchschnitt	—	83	73	63	63	67	87	97	107	110	100
„ pro Min. . .	—	13.9	12.2	10.5	10.5	11.2	14.5	16.2	17.8	18.4	16.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2	Std.				
307 e.	—	100	110	100	100	90	90	80	70	70	70
309 e.	—	60	50	60	60	60	50	60	60	60	60
310 a.	—	160	160	170	170	160	130	130	130	130	130
Durchschnitt	—	107	107	110	110	107	90	90	87	87	87
„ pro Min. . .	—	17.8	17.8	18.4	18.4	17.8	15	15	14.5	14.5	14.5

TABELLE XXVII.

Während 18 Minuten mit 25 MK., dann während 18 Minuten mit 100 MK. und schliesslich mit 400 MK. belichtet. Wachstum in μ pro 6 Minuten.

Vers. Nr.	Länge.	25					MK.		100			MK.		400			MK.		1	Std.
309 *a*.	32 mm.	180	180	180	180	180	180	180	150	120	100	100	90	100	120	100				
311 *a*.	30 „	70	70	70	70	70	70	80	70	70	70	60	50	50	60	60				
317	32 „	100	100	100	100	100	100	110	110	80	70	70	60	50	60	60				
318	26 „	140	130	130	130	130	130	130	130	110	90	90	80	80	90	70				
319	30 „	130	130	130	130	130	130	130	110	90	70	60	50	60	70	50				
Durchschnitt	30 mm.	124	122	122	122	122	122	126	114	94	80	76	66	68	80	68				
„ pro Min. .	—	20.6	20.4	20.4	20.4	20.4	20.4	21	19	15.6	13.4	12.6	11	11.4	13.4	11.4				

Fortsetzung:

Vers. Nr.											2	Std.				
309 *a*.	—	90	120	160	150	130	130	130	120	130	140	140	130	130	140	150
311 *a*.	—	40	50	60	80	80	90	80	70	80	80	70	80	90	80	80
317	—	50	80	110	110	100	90	80	70	80	100	100	100	100	100	110
318	—	60	110	140	120	110	90	90	80	90	110	130	130	130	120	100
319	—	40	80	90	80	80	70	70	80	100	120	150	120	100	90	90
Durchschnitt	—	56	88	112	108	100	94	90	84	96	110	118	112	110	106	106
„ pro Min. .	—	9.4	14.6	18.6	18	16.6	15.6	15	14	16	18.4	19.6	18.6	18.4	17.5	17.5

TABELLE XXVIII.

Jede 6 Minuten wurde die Lichtintensität erhöht, resp. 25, 50, 75, 100, 150, 200, 300 400 MK. Wachstum in μ pro Minute.

Vers. Nr.	Länge.					25 ↑	50 ↑	75 ↑	100 ↑	150 ↑	200 ↑
316	30 mm.	20	20	20	20	20	20	21.6	21.6	16.6	13.3

Fortsetzung:

Vers. Nr.		300 ↑	400 ↑	MK.		1	Std.				
316	—	11.6	10	10	11.6	8.3	8.3	11.6	13.3	16.6	16.6

Fortsetzung:

Vers. Nr.						2	Std.				
316	—	15	13.3	13.3	8.3	8.3	10	13.3	13.3	11.6	13.3

Fortsetzung:

Vers. Nr.						3	Std.				
316	—	15	15	15	15	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3	13.3

Literaturverzeichnis.

1. Arisz, W. H., Untersuchungen über Phototropismus. Rec. des Trav. bot. néerl. *12*, 1915.
2. Bakhuyzen, H. L. van de Sande, Analyse der fototropische Stemmingsverschijnselen. Diss. Utrecht. 1920.
3. Blaauw, A. H., Licht und Wachstum I, Zeitschr. f. Bot. *6*, 1914.
4. ——— Licht und Wachstum II, Zeitschr. f. Bot. *7*, 1915.
5. ——— Licht und Wachstum III, Meded. v. d. Landbouw-Hoogeschool, Wageningen, *15*, 1918.
6. Blackman, F. F., Optima and limiting Factors, Ann. of Bot. *19*, 1905.
7. Bremekamp, C. E. B., Theorie des Phototropismus, Rec. des Trav. bot. néerl. *15*, 1918.
8. Koningsberger, V. J., Tropismus und Wachstum, Rec. des Trav. bot. néerl. *19*, 1922.
9. Sierp, H., Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum der Pflanzen, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. *35*, 1917.
10. ——— Ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa, Zeitschr. f. Bot. *10*, 1918.
11. Tollenaar, D., Donkergroeireacties, Versl. Kon. Akad. v. Wet. *32*, No. 4, 1923.
12. Vogt, E., Ueber den Einfluss des Lichtes auf das Wachstum von Avena sativa, Zeitschr. f. Bot. *7*, 1915.

A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE RELATION BETWEEN PSILOPHYTON AND RHYNIA.

(From the Botanical Laboratory of the Groningen University)

by

O. POSTHUMUS.

With one plate.

In 1871 the Canadian palaeontologist Dawson (1871, 1888), found in rocks of Devonian age of his native country some plant-remains, which by their habit showed a close resemblance to some marine Algae. These plants were named Psilophyton, Psilophyton princeps being the best known species. This plant possessed slender erect stems, springing from a creeping rhizome, and covered with numerous projecting, often recurved spines, which are often wanting on the thinner branchlets. They were dichotomously forked. The occurrence of sporangia at the top of the ultimate branchlets could be established. Besides this Dawson succeeded in demonstrating the presence of a central bundle, composed of scalariform tracheides. He considered Psilophyton to be a Pteridophyt, chiefly from this characteristic, though in its habit and in the situation of the sporangia it showed a departure from this group.

Afterwards this and allied forms were found in several places, in France, Germany, Bohemia, Norway, etc., in Devonian strata. At that period they seem to have had a widespread distribution. In many cases the deposits in which they occurred showed marine facies. This fact and

their habit being so different from that of the Pteridophyta and more resembling some of the Phaeophyceae, lead to the supposition that the views held by Dawson were erroneous and that Psilophyton belonged to the Sea-weeds. This view has lately been supported by Pohlig (1916, p. 225).

Some years ago, in the middle Devonian of Rhynie, Aberdeenshire, in Scotland, plant-remains were found, petrified by impetration with silicous matter, which showed many structural details. These petrefacts have been studied by Kidston and Lang, (1917—1921) whose investigations threw light on many interesting points. The chief result of their researches was the establishment of the fact, that these are the oldest land-plants known, and in many respects of a very simple structure.

The most typical form of this flora is the genus Rhynia, of which 2 species have been distinguished; their stems are rounded, slender, provided with protuberances and dichotomously forked; the sporangia are placed at the top of the branches. The stems possessed a central vascular bundle consisting of annular tracheides, surrounded by thinwalled tissue and a clearly defined cortex. The epidermis is provided with stomata. These features demonstrate the great resemblance between Rhynia and Psilophyton, on which the authors (1917, p. 776) and E. A. N. Arber (1921) has laid much stress.

The study of this resemblance is of a great importance; if they are identical, it will be possible to clear up some details, not only as regards their morphological features, but also as to their condition of life. This is important for judging whether a number of characteristics, which might be considered as primitive, are really so, or may be considered as adaptations to their mode of growth. For this reason I have investigated some Psilophyton material; I had also at my disposal some thin sections of Rhynia.

The former material is a piece of carbonate of lime, in which besides the Psilophyton-stems there were some shells of Primita spec. and also a scale of a Placoderm, Psilophyton thus being associated with marine fossils. It was from the Devonian strata of Canada, I do not know exactly where [1]). The Psilophyton-stems were of two kinds; some of them were slender, about $2^1/_2$ mM. broad, devoid of spines; others were broader, — 4 mM., with conspicuous spreading sometimes recurved spines. On the top of one the stems the spines were closely arranged. They were treated with Eau de Javelle, which gave a better result than Schultze's maceration liquid; with the latter liquid the pieces of charbonised matter retained their dark colour, became brittle and crumbled to pieces. I found the collodium method a great advantage; the well cleaned fossil was treated with a little of the collodium solution; after a short time the thin membrane could be removed and with it the often very small pieces of charbonised substance adhering to it.

This membrane was then placed in the bleaching solution, and as the collodium holds the particles together they are more easily handled and are less exposed to damage.

After 5 days in the liquid they were sufficiently cleared up for microscopical investigation. In some of them it was not possible to find any structure, in others many details were visible. These are well shown in a fragment about 2 mM. broad, of one of the smaller branchlets, which was removed as a whole from the substrate. It was possible with a needle to remove the cuticle from one side of the mineral substance, which occupied the space between the

---

1) On the label was written: Devonian, Crustacean, Scumenac, Canada. I am much indebted to Prof. Dr. J. H. Bonnema, who kindly placed the material at my disposal.

cuticles, so that it could be studied apart. The cast consisted of an uncoloured substance, which partly could be dissolved in hydrochloric acid, producing bubbles of gas. On one side a longitudinal strap of pigment, probably an indication of a former central vascular bundle, which was more resistent than the surrounding tissue, was seen. The cuticularisation had evidently extended to a portion of the vertical cell-walls abutting on the outer skin, for the network of cells is marked out with perfect clearness on the inner surface of the cuticle. The cells are arranged in longitudinal rows; their average breadth is about 50 μ the length varies from 50 to 100 μ; the transverse walls are mostly placed at right angles to the longitudinal walls, but sometimes oblique. My attention was drawn to a pair of cells which are reniform in shape, each being half as broad as an ordinary cell. This complex shows a great resemblance to a stoma, but near this group there are two similar but less typical groups of cells; a third group is to be seen on the right side which forms a transition over to the ordinary type of cell. Perhaps this can be explained as being rudimentary stomata in which the divisions of the epidermal cells have taken place, but where the differentiation has been arrested. The dark-coloured lines, which separate the lumens of the cells, when examined with a higher magnifying power, appeared not to be homogenous, but as having a longitudinal groove. This is seen as a bright line, about 1 μ broad, running in the dark-coloured band of cuticular substance. In another preparation the arrangment of the cells was less regular; in some of them the cuticle was thickened in its middle part. From this dark spot a longitudinal ridge runs to the adjacent cells. Concerning the chemical composition of the cuticular substance it could be stated, that the pieces of the cuticle deeply stained red with Safranine. With Sudan III after heating, it took also a red colour, very evident, but some-

what obscured by the yellow brown colour of the cuticular substance.

In this respects the cuticles agree with those of existing plants, so that the supposition seems justified that the cuticle of Psilophyton was composed of cuticular substances of the same nature as in existing plants. If it be true, that this fossil belongs to the Devonian, of which I have no doubt, this is as far as I know the oldest occurence of cuticular substance. (Potonié 1920, p. 185).

When the material had been in the bleaching liquid for 24 hours a small piece of it drew my attention by its brighter colour, while the other parts were still darkly coloured. Under the microscope it appeared to consist of an aggregate of spores held together by interwoven mycelium threads. In glycerine by slightly pressing on the cover glass the spores could be separated from each others. Most of them were globular, some of them elongated or elliptical, sometimes adhering to each other, forming a short chain.

The diameter of these spores was about 30—40 μ their wall thin, the content brown, with some long crystals, often aggregated, suggesting a nucleus. Some of the cells were burst so that the dark content had disappeared; the wall now was seen to be without colour. The mycelium threads were colourless also and very thin-walled; they were repeatedly forked without any transverse walls.

If we compare these features with those known in Rhynia, it is evident that similar characteristics are present in the latter also. The occurence of a central vascular strand has already been discussed by previous authors. The dimensions of the cells are nearly of the same order; in Rhynia Gwynne-Vaughani e,g. they are about 50 μ broad (Kidston and Lang 1917, fig. 32) as in Psilophyton; the length varies. In fig. 31 the cells have a dark spot in the middle: sometimes there is a longitudnal ridge as is the case in Psilophyton.

The fungus which occured on Psilophyton is identical with Palaeomyces agglomerans, described by Kidston and Lang (1921, V, p. 862. fig. 39—41); it occurred not only in the tissues of Rhynia major, but also in the matrix and on the outer surface of the plants.

The structure of the outer walls of the epidermis in

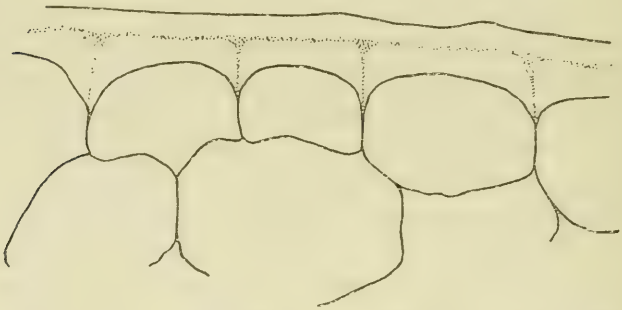


Fig. 4. Rhynia major Kdst. and L. Transverse section of the outer wall of the epidermal cells.

Rhynia was very seldom preserved; in some thin sections [1]) however I could see some details. On the outer side of the epidermis there is a cuticle of only a few μ thick. Its substance is clearly defined from the rest of the preparation by its brighter yellow colour. In many cases only this cuticle is shown; in other places however there is a similar layer, having the same colour and structure on the inner side of the wall, doubtless of the same nature. Between this layer there is some pigment, which is continuous in the radial walls between the epidermal cells. These facts lead to the supposition that in a number of cells cutine layers are disposed on the inner side of the primary cell-wall only to the surface of the leaf; in transverse section

[1]) E.g. in section B 34 of the Palaeobotanical collection of the Botanical Laboratory, Groningen.

they are separated from each other by the radial walls of the epidermal cells and from the outer cuticle by the primary cellwall. The pigment which occurs in the thin sections is a remainder of the latter.

When an epidermis is altered during fossilisation, the cuticular substance because of its different chemical composition was more resistent to decay, and after treatment with Eau de Javelle the radial walls of the epidermal cells wholly disappeared, thus leaving a furrow in the cuticular substance which is seen as a line in the dark-coloured bands, which mark the boundary between the epidermal cells, In this way the somewhat peculiar structure of the cuticle in Psilophyton might be explained in accordance to the structure of the cuticle of Rhynia.

Thus the resemblance between Psilophyton and Rhynia is not only in their general habit and in the position of the sporangia, but also the structure of the cuticle shows similar features and on both plants the same fungus lived. The presence of a well developped cuticle and cuticular layers combined with the habit and the presence of rudimentary stomata suggest a xerophytic habit. The supposition that these plants were sea-plants seems no longer tenable.

Litterature.

Arber, E. A. N. 1921. Devonian Flora's. Cambridge.

Dawson, W. 1871. Fossil plants of Devonian and Upper Silurian Formations of Canada. Report of the Geological Survey of Canada. Montreal 1871, pl. IX fig. 97—100; pl. X, fig. 112—114, 118—120.

——— 1888. Geological History of Plants. New-York 1888, p. 64, fig. 19.

Kidston, R. and Lang, W. H. On Old Red Sandstone Plants showing Structure from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Transactions of the Royal Society, Edinburgh.

——— I. 1917. Part. I. vol. 51. 1917, p. 761—784, 10 pl.

——— II. 1920. Part. II. vol. 52. 1920, p. 603—628, 10 pl.

——— III. 1920. Part. III. vol. 52. 1920, p. 643—681, 17 pl.

——— IV. 1921. Part, IV. vol. 52. 1921, p. 831—854, 5 pl.

——— V. 1921. Part. V. vol. 52. 1921, p. 855—902, 10 pl.

Pohlig, H. 1916. Neue Rheinische Haliseritenfunde. Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft, Bd. 66, 1916, p. 254—255.

Potonié, R. 1920. Der microchemische Nachweis fossiler kutinisierter und verholzter Zellwände sowie fossiler Zellulose und seine Bedeutung für die Geologie der Kohle. Jahrbuch der Preuszischen Geologischen Landesanstalt, Bd. 41, 1920, p. 133—188.

Fig. 1. Psilophyton spec. Surface view of a part of the cuticle. The abortive stomata are shown on the right. 50 ×

Fig. 2. Psilophyton spec. Some cells of the left of the cuticle of fig. 1, showing the groove between the cells. 250 ×

Fig. 3. Psilophyton spec. Surface view of another part of the cuticle, showing the darker central spot and the longitudinal ridge. 50 ×

A CONTRIBUTION TO OUR KNOWLEDGE OF THE ORIGIN OF THE BRITISH FLORA

by

THEO. J. STOMPS.

A lecture delivered lately by Dr. W. G. N. van der Sleen at a meeting of the Royal Dutch Geographical Society on the so-called Cromer Forest Bed has revived in this country the interest in an old theory, advocated by Prestwitch, Harmer and others, according to which many thousands of years ago, in an age when the North Sea was still land, the Rhine took its course through the east part of England, entering it near Walton on the coast of the county of Essex, to the south of Harwich, and leaving England again after passing in a northerly direction through Essex, Suffolk and Norfolk at Cromer on the north-coast of the last-named county. With regard to this I have asked myself, whether it would not be possible to find in the distribution of certain species of plants in England and on the Continent some arguments in favour of the above-mentioned theory, upheld energetically by Van der Sleen. Any Dutch botanist of experience knows, that the valleys of our big rivers Meuse and Rhine are characterized by certain species of plants, which strictly follow the beds of these rivers, rarely-if ever-occur in other places and the distribution of which is obviously dependent on them. If it could be proved, that these species occur all or partially in England too, and this strictly locally in the counties of Essex,

Suffolk and Norfolk, in the vicinity of the hypothetical former river-bed, then doubtless an important argument, if not definite evidence would be hit upon. The reader may judge for himself the value of what I as a botanist have to say hereunder on the problem, which interests us here, basing myself amongst others specially on the information, which Prof. A. G. Tansley of Cambridge, Englands wellknown plant-geographer, has been so kind as to furnish me.

In order to make the following quite clear, I intend first of all to say a few words about the geological aspect of the problem. Harmer has found between Walton and Cromer, in a soil which in other respects does not show much variety, a broad and winding strip of river-clay and in its neighbourhood a peculiar kind of small white pebbles, such as are found also in the southern parts of our country. In this way he became an advocate of the idea, that the Rhine might at one time have flowed through the eastern counties of England. Van der Sleen finds back the river-bed near Walton as well as near Cromer. According to him, its position is fairly high near Walton, which is possible, as the soil may have raised itself in course of time, and it is based on an underground, which, as appears from the fossils it contains, is evidently of late tertiary, late pliocen origin. Near Cromer its position is lower and here especially it is buried under the deposits of the ice-age. Van der Sleen concluded, that doubtless during the transition-period from the tertiary to the ice-age the Rhine took its course through England, being enabled to do so by the circumstance, that the North Sea, which formerly already extended more to the south, was then dry till far to the north.

Let it be borne in mind, that it will be difficult to find botanical arguments in favour of the Rhine having taken its course through England during the period mentioned

by Van der Sleen. For afterwards came the ice-age, which of course entirely expelled the original tertiary flora from the south part of England, which was the only part left uncovered by the ice. Many articles have been written already about the flora, which existed south of the ice-border at that time. Much depends here upon the question, whether a sea- or a land-climate prevailed. In the south of England and in our country the climatic snow-line was situated, according to Penck and Brückner, at an altitude of about 800 meters. In the case of a sea-climate having prevailed, it is possible that there still existed a fairly rich flora. With a pronounced sea-climate, the tree-limit may even surpass the snow-line, as I have been able to see myself in the region of Mt. Rainier in the United States, whilst it usually remains more than 800 meters below it. As a rule, however, the climate is considered to have been rather continental. The big ice-deposits must have caused an area of high pressure and a prevalence of eastern winds on the southside of the ice-border. But in this case the flora can not possibly have been much more than a tundra-flora, very poor in species. The well-known peat-soil explorer Weber, in absolute conformity with this, found in peat-soil of the ice-age only remainders of a few species of mosses and *Carex*. We may conclude, that practically the whole actual British flora must have come into England after the ice-age, and this chiefly from the south-east. And in connection herewith we can only ask, whether there is a possibility of the Rhine having flowed through a certain portion of England even after the ice-age, and further, whether there may exist in England species of plants, the presence of which can only be accounted for by this circumstance.

The first part of this question may be answered in the affirmative. It seems to be considered a fact, that the North Sea during the ice-age was dry up to a point far north.

This is proved by the remains of Mammoths found in the peat-soil of Doggersbank. It is true that some believe that sometimes the water temporarily covered these regions, e.g. in the first interglacial period, during which the so-called Eem-Sea should have extended at least as far as the present isle of Goeree. But on the other hand the Dutch soil must have been sloping to the south during the ice-age, according to discoveries of northern stones found far to the south, sothat the big rivers will probably have had a more southern course. It is therefore quite possible, that during the ice-age the Rhine took its course through England. In addition to this the following should not be forgotten. If at the beginning of the ice-age the Rhine flowed through England, it may be conceived that, the ice-age having once properly begun, its further course would have been towards the west, under compulsion from the ice. It is therefore quite possible, that soon after the ice-age this was the actual state of affairs. And such plants, as were introduced eventually by the Rhine into England, may be expected a priori somewhere to the south-west of Cromer.

The question, at what time river-plants had a last chance to penetrate into England, is an important one. This must have been the case in the so-called oak-period, which is a fact of very great importance. With regard to this a word will have to be said about the periods, which may be distinguished after the ice-age. There is in the first place the so-called *Dryas*-period. The Tundra gave way to a vegetation of arctic-alpine dwarf-shrubs, amongst which the well-known rosaceous species *Dryas octopetala L.* with its eight white petals, different species of dwarf-willows, etc. This period brought us such plants as the *Empetrum nigrum L.*, the *Arnica montana L.* etc., which have since continued to grow here. The *Dryas*-period was followed by a period of birches and Conifers, and

together with these came a number of plants, which draw at present specially the attention in our country. I allude to such species as *Trientalis europaea, L., Cornus suecica L., Linnaea borealis L., Chimaphila umbellata Nutt.* and perhaps other species of *Pyrola, Rubus saxatilis L., Goodyera repens R. Br.* and *Corallorhiza, Monotropa,* which are all typical representatives of the undergrowth of coniferous wood, growing in moist and relatively warm regions, and which in our country are mostly found only in very few places. Have we got to do here always with relic-stations? I should think it very likely in the case of such a place as the well-known *Trientalis*-station near Denekamp e.g., but in other cases it seems to me at least doubtful. Am I well informed, then young Conifers are often imported straight from the north and with them the seeds might have been introduced. I think an enquiry into the character and the history of the stations of our postglacial coniferous wood-plants would be very desirable. In this case the real relic-stations ought to be raised at once to the dignity of national monuments! As a matter of fact, the coniferous wood also had to yield to a new vegetation. Whether this was entirely the case in our country, it is difficult to say. It is often supposed to be so, but I ask myself, whether a bad soil could not hinder the development of a vegetation, which owing to a changed climate might have come? On the other hand it is also true, that in course of time a coniferous vegetation improves the soil, sothat with the same climate a more luxuriant vegetation can arise. I have seen a very remarkable proof of this in the dunes surrounding lake Michigan, where, coming from the lake-side, we find first a zone of recently formed dunes, behind them a zone of dunes with coniferous wood, then dunes with a vegetation of oaks and last of all the old inner dunes, covered with the typical beech-wood of the Eastern States, hardly, if at all differing from such a

wood growing on a fertile clayey soil. Therefore it is quite possible, that the whole coniferous wood has disappeared, if only there was time enough available, before in our country mankind began to affect nature. Those readers, who know the Alps and have seen, in descending a mountain, how a coniferous zone preceded a zone of beeches, will now only expect, that the coniferous wood has given way to the actual deciduous forest of Central Europe, with the beech as its principal representative. This, however, did not happen. After the age of Conifers came a period of oaks, as with the dunes of Michigan, and in this period a dry and warm climate prevailed. The general conditions in our regions must have been about the same then as those found actually in Galicia, where there is to this very day a zone of oak-woods between the Central European wood of beeches in the west and the steppes in the east. Somewhere about the middle of this oak-period began the definitive sinking of the soil, which led to the North Sea breaking through the Pas de Calais. The results were in our country, first a climate much like the actual one, then the appearance of the so-called atlantic and mediterranean-atlantic plants, i. e. plants from the atlantic and mediterranean regions which, owing to the mild climate on the west-coast of Europe, could by this way reach our country; finally a destruction of the oak-woods by heath and moors, and — although sporadic owing to edaphic factors — the appearance of beeches. In any case — and this is the principal point of interest to us — during the oak-period there was for the last time the possibility of an introduction of typical river-plants into England.

Let us now treat the botanical side of our problem! In order to do so, I have in the first place read the articles of Van Eeden concerning a supposed former course of the Rhine past Harlem to the north in old volumes of

the periodical: "Het album der natuur" (The album of nature), which unfortunately has ceased to appear. At present many persons, especially botanists, believe in such a course, but in the times of Van Eeden the idea was new. I have not become any the wiser by it. Van Eeden records as typical Rhine-plants of the environs of Harlem *Epilobium hirsutum L., Plantago media L., Euphorbia Cyparissias L. var. β esuloides D, C., Sedum purpurascens Koch*, further *Adoxa Moschatellina L., Aristolochia Clematitis L.*, finally two plants of the ruins of Brederode, namely *Cheiranthus Cheiri L.* and *Parietaria erecta M. et K.* All these plants are found growing wild in Switzerland, the last three not often. In Belgium the first five are widely spread, though chiefly in the east part; the last three are considered to have been introduced and in our country also have perhaps only escaped from castle- and cloister-gardens; the last two only grow on walls, like in our country. In Germany also the first five of the above-mentioned species are widely spread; the *Aristolochia* grows wild in a part of it (perhaps in Alsatia and Baden?), but is considered elsewhere to be naturalized, like the *Parietaria* and the *Cheiranthus*; the latter seems to be confined to the west part (the river-basin of the Rhine?). It will not be possible to prove much by means of all these plants. They may have a local importance, but to our problem they are not of any great value. There are, however, a few points, which struck me particularly when reading the works of Van Eeden. This was the case in the first place with the distribution of a very remarkable mushroom, the *Geaster coliformis Dicks.* It was discovered in England by Sowerby and in this country only occurs in grassland on sandy soil of Norfolk and Suffolk. In 1865 it was found for the first time in our country (by Hugo de Vries, near Katwijk on the Rhine). Lateron some other localities have been discovered: all are situated on the

inner side of our dunes, in places where an ancient river-bed of the Rhine may have existed. Further I only know from a station near Darmstadt (on the Rhine!) and one or two other places. Could this *Geaster* therefore perhaps be a link of our argumentation in favour of Prestwitch c. s.? Another point, which struck me with Van Eeden, is that speaking about the presence of Rhine-plants near Harlem he also refers to a connection with England, without knowing however anything about the view of Prestwitch, Harmer etc. On the well-known country-seat Duin en Kruidberg to the north of Harlem *Viburnum Lantana L.* is found growing wild. In our country this plant is further only found in the south of Limburg. In Belgium it occurs in the east part only, in Germany not in the northern districts, Saxonia and Silesia, but not even rarely in the centre and the south-west. Reasons enough to suppose, that we have got to do here with a true river-plant, and to consider its presence north of Harlem as an argument in support of the theory, that once the Rhine has passed here. This opinion is shared indeed by Van Eeden, who at the same time mentions, that this species also occurs on the opposite coast-regions of England, which according to him points to a connection between England and Holland. It is only to be regretted, that our *Viburnum* may by suspected to have been spread by birds! But perhaps in the times of Van Eeden it was not yet so intensively cultivated, that it was necessary to think of this possibility? *Primula acaulis Jcq.* also is mentioned by Van Eeden as a plant, which, being common on the inner side of our dunes and on the opposite side of the North Sea, as well as in Germany and Switzerland, whilst in Belgium it only occurs naturalized in a few places, may point to an ancient river-bed of the Rhine; but unfortunately this species also is suspected to be in our country only as the result of former cultures.

If we only had at our disposal the data mentioned by Van Eeden, we would not be able to bring the problem, which interests us here, much nearer to its solution. Fortunately, however, there are other plants to be mentioned, many of which are much more typical as companions of our rivers and give us much more evidence too in favour of an ancient Rhine-bed past Harlem to the north, such as those mentioned by Van Eeden, and which are of greater value to us for the solution of the problem. In connection herewith it must be pointed out, that it is generally accepted, that during the oak-age there has been a period of special dryness and warmth. Big ranges of wood should have perished in those times and a distribution of plants set in from the coast of the Black Sea in the direction from south-east to north-west to our regions, and specially so through the valleys of the Danube, Main and Rhine, as the steep slopes of these river-valleys offered favorable passages, which were free from woods. Actually these plants, representatives of the so-called pontic-pannonic plantcommunities, are only found here in very warm places and as a rule they give unmistakable indications concerning the course of the big rivers. The examples which are best known are the following:

Silene Otites Smith; in our country this species only grows on the inner side of the dunes, further near Huizen (mouth of the river Vecht) and finally in one place corresponding to the German stations, namely on the isle of Schiermonnikoog; it is not found in Belgium;

Artemisia campestris L., growing in our country strictly along the big rivers and in the environs of Harlem near the ancient Rhine-bed of Van Eeden; in Belgium this plant is only found in a few places in the vicinity of the Meuse;

Eryngium campestre L., occurring e. g. on the Kyffhäuser

on very hot soil together with the previous species, follows in our country remarkably the big rivers, the river-mouths of the province of Zeeland, the ancient Rhine-bed of Van Eeden and the river Vecht; in Belgium it is rare and nearly confined to the valley of the Meuse;

Erucastrum Pollichii Sch. et Sp. is a common species along our big rivers, also along the ancient river-beds of the Rhine, but besides it also has been found on railway-embankments, which may be after all easily understood; in Belgium it is extremely rare and has only been recorded from a few places as an alien;

Dianthus deltoides L., specially common along the river-beds of the Ysel and the river Vecht in the province of Overijsel, has however also been recorded from the south of Limburg, the valley of the river Eem and the neighbourhood of the ancient Rhine-mouth near Katwijk; further from the east of the province of Groningen (near the Eems!), the isle of Walcheren and a few other places; in Belgium it is chiefly confined to the regions of the Meuse and there still it is rare;

Galium verum L., the least important species to our purpose, may be said to grow chiefly along our big rivers, but is also found in many places far away from them, on railway-embankments e.g. and along the whole coast; it is widely spread in Belgium.

Knowing that it was just the oak-age, which offered a last chance to the typical plants of the river-valleys to penetrate into England, we are now of course anxious to know, which is the distribution of the above-named species in England. My communications are based here on the data, which Prof. Tansley has been kind enough to give me. *Galium verum* is as common in England as it is in our country and Belgium; therefore it is of no further importance to our purpose. *Dianthus deltoides* too is widely spread in Great Britain, with the exception of

Ireland, and can 't therefore give us neither any indication with regard to an ancient course of the Rhine. *Erucastrum Pollichii* and *Eryngium campestre*, which are both extremely rare in England, are of more importance already. Prof. Tansley says about the first one, that it is sometimes found as an alien in England, as is the case in our country, but that there is one place in Essex, consequently near our Rhine-bed, where it may be regarded as naturalized; about *Eryngium campestre*, that it is reported as native in two places on the Kent and Suffolk coasts, consequently at any rate opposite the mouths of our big rivers, which have distributed it in a north-western direction. I was however greatly surprised by the information of Prof. Tansley with regard to the two first-named species, *Silene Otites* and *Artemisia campestris*. Those who have been present at the above-mentioned meeting will perhaps remember, that immediately after the lecture of Dr. Van der Sleen the word escaped me, that, if it could be shown that a species as e. g. *Artemisia campestris* in England only grows in the neighbourhood of the Cromer Forest Bed, direct evidence, that this is an ancient Rhine-bed, would be hit upon. In this paper we concluded, that one has the greatest chance to meet Rhine-plants somewhere to the south-west of the Cromer Forest Bed. Now, Prof. Tansley literally informs me as follows concerning *Silene Otites* and *Artemisia campestris:* "Norfolk and Suffolk only: in "Breckland", i. e. a sandy area (probably old post-glacial blown sand, some think loess-like sand) in west Norfolk and Suffolk". We must represent ourselves this area on the map to the north and to the south of the frontier between Norfolk and Suffolk and situated against the west frontier of Norfolk and Suffolk, consequently indeed to the west of the Cromer Forest Bed! Should this still be a mere chance?

It goes without saying, that from the very moment I felt greatly interested in the "Breckland-sands". Let us

also pay attention to the opinion, that we should have got to do here with a loess-like material. Has not v. Cappelle in 1900 defended the theory, that loess is a deposit of rivers, and argued, that there is in our country a distinct connection between the distribution of the loess and the course of the IJsel, Rhine and Meuse? Now I know very well, that others consider loess to be a deposit of the wind, but I should like to ask as non-expert on this subject, whether not here also truth lies midway. Here again the botanist knows, that at present still such things as deposits made by the wind, being washed away by the water, happen in the Alps. The wellknown "Schneetälchenflora" is e. g. a result of it. Would it not be possible, that what we see take place at present has also happened in the past and that it is of importance to understand the loess-deposits? Still another important point mentioned by Prof. Tansley was, that the "Breckland-area" contains a series of further species, which are not found elsewhere in England or which are nearly confined to it. At my request, the names were kindly given to me and in this way I have had the opportunity to work in inverse direction, which has given me additional evidence.

Strictly confined to the "Breckland-sands" are according to Prof. Tansley still the following plants: *Medicago falcata L.*, *Veronica verna L.*, *Veronica spicata L.*, *Carex ericetorum Poll.* and *Ornithogalum umbellatum L.* The Dutch botanist recognizes the first of these species at once as a river-plant. In our country it only occurs along the big rivers Meuse, Waal, Rhine, IJsel and also along the old Rhine-bed of Van Eeden. In Belgium it is very rare in the south-east corner, rare within the range of the Meuse and in the central part, but in the latter, according to Crépin, perhaps only an alien. It certainly is therefore of importance to our purpose. In Germany it is

widely spread, although very rare in the west part of the north German lowlands. *Veronica verna* has in our country only been found in one single place, sothat it is difficult to say, whether we have got to do here with a river-plant or not. In Belgium it is rare and occurs in the east part only. In Germany it is on the whole not rare, but it is not found in north-west Germany, which is worth noting with regard to the distribution of the former species. At any rate it is a remarkable fact, that the only statement in our country, which is thought reliable, refers to Loosduinen, consequently to a sandy soil in the neighbourhood of the big rivers and as near as possible to England. The presence of *Veronica spicata*, a plant of sunny hills and dry deciduous forests, in our country is doubted in our Prodromus. Nevertheless it is typical, that two of the three localities, which have been mentioned, are situated near the place, where the Rhine enters into our country. In Belgium this species is totally missing, in Germany it is not found in the north-west German lowlands. I consider it to be of positive interest to our problem. This is not so much the case with *Carex ericetorum*, because of the great rareness of this species. In our country it has been recorded from Asselt on the Veluwe, but concerning this locality too there is some doubt. After Crépin in Belgium also only one station is known, situated in the Ardennes, immediately south of our province of Limburg. As to Germany, Garcke mentions Trier and Bonn in the Rhine-province and further certain places in Alsatia, Baden, Wurtemberg and Bavaria. I have the impression, that we have got to do here with a mountain-species, which in our country is a relic from very old times, probably from the *Dryas*-period, if not from the ice-age. As to the *Ornithogalum umbellatum* at last, we have got to do here again with a widely spread species, which is common in Germany, in Belgium, here, it is true, chiefly

in the central part, and also in our country. Let me therefore only say about this species, that I myself always had the impression, that we have got to do here with a river-plant. Most of the localities are situated along our big rivers and we must not forget, that a species like this one is likely to obtain an unnatural distribution through human influence.

The species, which Prof. Tansley has recorded to me as nearly confined to the "Breckland-area", that is to say, only growing there and in some places quite near to the south-west and the west of it, consequently in the counties of Essex, Middlesex, Hertfordshire, Bedfordshire, Lincolnshire etc. are: *Herniaria glabra L. (var. vera Babingt.), Scleranthus perennis L., Holosteum umbellatum L., Silene conica L., Veronica triphyllos L., Phleum Boehmeri Wib.* and *Muscari racemosum Mill.* We will treat them again the one after the other. *Herniaria glabra*, common in Germany, rare in Belgium and there confined to the east part, gives us entirely the impression to be a river-plant. It comes in along the Meuse and the rivers coming from Germany and it penetrates far to the west, as far as Vianen, Gorkum etc. It is therefore not impossible, that the English stations depend upon this. About *Scleranthus perennis* literally the same may be said as about *Herniaria glabra*. The only difference is, that this species seems to have a somewhat greater spreading-power as the former. It has namely also been found in the neighbourhood of Naarden-Bussum (mouth of the river Vecht) and along the old Rhine-bed of Van Eeden (Heemskerk, Breesaap, Hillegom, etc.) In conformity with this in England also it has advanced somewhat farther from the "Breckland-sands" and has namely also been recorded from Radnorshire, whilst the *Herniaria* does not go any farther than Lincolnshire and Middlesex. *Holosteum umbellatum* is doubtless a river-plant and this species again

shows exactly the same distribution as the *Scleranthus*. Only in very few places it has been found, which are not situated near the present or former river-beds of the Rhine and Meuse. In Belgium it is less rare than the two former species and particularly in the central part it has been found several times. Yet it seems admissible to bring its presence in the "Breckland-sands" (and in Surrey) in connection with a former vicinity of the Rhine. *Silene conica* is a noteworthy plant. If we only study its distribution in Germany and in our country, we get entirely the impression of having before us a river-plant. Garcke records the following stations in Germany: the region of the Rhine, specially the "Mainzerbecken", further the region of the Nahe and the Moselle, and the Palatinate. In Holland this species has been found on the Meuse, Waal, Rhine, IJsel and the mouth of the Vecht (Naarden) and in the dunes between Beverwijk and Terheiden. So there seems to be no doubt concerning its character as a river-plant! Yet we have to be careful. In Belgium it occurs namely particularly along the coast, which explains at the same time a station near Kadzand in our country, and the flora of Schinz and Keller for Switzerland considers it to have been introduced from the mediterranean regions. Have we got to do here therefore with a typical atlantic species? It is not impossible, but its distribution along the Rhine and our big rivers, as well as the big chasm between the stations Kadzand and Terheiden are at any rate very striking phenomena. Are the Englisch stations in Sussex and Kent perhaps based on a distribution along the west-coast of Europe, those in Norfolk and Suffolk on a distribution along the Rhine? *Veronica triphyllos*, common in Germany, with the exception of the north-west part and Sleswick, fairly common also in the central part of Belgium, is found in our country chiefly along the rivers Meuse, Rhine, Ysel, Eem, Vecht and

the ancient Rhine-bed of *Van Eeden*. The importance of this species to our problem seems to me to be the same as the one of *Holosteum umbellatum*. Finally as to the last species, which have to be treated, *Phleum Boehmeri* and *Muscari racemosum*, I think them very valuable again. *Phleum Boehmeri* is a species of a barren hilly soil in Central Europe, not found in north-west Germany and Sleswick-Holstein; in Belgium it is rare and occurs in the east part only. In our country it has been found on the Meuse near Rotterdam, near Leiden and Harlem. It seems to me, that the stations in the "Breckland-area" and in the counties of Bedfordshire, Hertfordshire and Essex immediately to the south-west of it surely point to the Rhine as their cause. *Muscari racemosum* does not occur in Holland, neither in Belgium, but in south and central Germany it is a rather common species. Apparently the plants of the "Breckland-area" — in Great Britain the species has been recorded outside but not far outside Breckland proper on chalky grassland — form a far advanced outpost of the main mass in Central Europe. And as our *Muscari* is a species of a hot soil, quite as the *Artemisia campestris*, it might be assumed that it has come to England together with this plant and in the same way.

For the moment I must confine myself to these communications. I think however, that it was worth while to make them and that they may be said at any rate to form a contribution to the problem of the course of the Rhine through England as well as to our knowledge of the origin of the British flora. Perhaps one of the younger ones amongst us cares to work this subject further out! Finally a well-nigh superflous encouragement to all readers, to be as accurate as possible when recording stations in herbaria etc.! We have seen, which important problems may be brought nearer to their solution by many reliable floristical data!

Amsterdam, November 1923.

a F

SOMMAIRE.

V. J. Koningsberger. Tropismus und Wachstum. Mit 18 Textfig. und Tab. I—III 1

C. P. Cohen Stuart. Ein Mikrothermostat zum Studium der Protoplasmaströmung. Mit Tab. IV und V . . . 139

J. C. Schoute. On Whorled Phyllotaxis. I Growth Whorls. With 3 Textfig. 184

Anna Haga. Über den Bau der Leitungsbahnen im Knoten der Monokotylen. Mit Tab. VI bis VIII und 4 Textfiguren 207

G. L. Funke. Researches on the formation of diastase by *Aspergillus niger* van Tieghem. With 14 Textfig. . 219

A. W. van der Haar. Beitrag zur Anatomie der Araliaceae. Die Blätter und Stengel von *Aralia montana* Bl. Mit Tafel IX 277

Th. Valeton. Die Gattung *Coptosapelta* Korth. Mit Tafel X und XI 281

B. H. Danser. Fünf neue *Rumex*-Bastarde. Mit Tafel XII—XVI 293

Annie M. Hartsema. Index alphabétique 309

New York Botanical Garden Library
3 5185 00280 2732